普通高等教育“十五”国家级规划教材

植 物 生 物 学

（第2版）

周云龙　主编

高等教育出版社

内容提要

本书是普通高等教育“十五”国家级规划教材。本版教材在保留第一版特点的基础上，坚持重视基础，加强综合，反映植物学科新成就，培养学生能力和创新精神的原则进行了修订。本书既为适应高等院校生物学类专业调整合并、课时压缩的“植物生物学”课程而设计，同时也为提高植物学教材和教学质量而设计。主要内容包括植物的细胞与组织、植物器官的结构和发育、植物的生理与调控、植物的多样性与进化、植物与环境以及植物资源的保护与利用等。特别是对书中的知识“窗口”进行了较大改动。全书除绪论外共分17章，书后还附有中英文名词索引和与植物学有关的主要中、英文学术期刊简介及网站。

本书图文并茂，版面生动，可读性强，适合作为高等师范院校、综合院校以及理、工、农、林、医等各类院校本科生教科书使用，也适合作为有关科研院所的研究人员和中学生物教师的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生物学 / 周云龙主编. —2版. —北京：高等教育出版社，2004.8
ISBN 7-04-014596-0

Ⅰ. 植… Ⅱ. 周… Ⅲ. 植物学-高等学校-教材
Ⅳ. Q94

中国版本图书馆CIP数据核字(2004)第067106号

策划编辑 王 莉 责任编辑 张晓晶 田 军 封面设计 张 楠 责任绘图 朱 静
版式设计 王 莹 责任校对 胡晓琪 责任印制

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100011
总 机 010-82028899

购书热线 010-64054588
免费咨询 800-810-0598
网 址 http://www.hep.edu.cn
http://www.hep.com.cn

经 销 新华书店北京发行所
印 刷

开 本 850×1168 1/16
印 张 36.5
字 数 780000
插 页 2

版 次 1999年11月第1版
年 月第2版
印 次 年 月第 次印刷
定 价 50.40元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

《植物生物学》(第 2 版)编写人员

主　编　周云龙

编　者　(按章节顺序排列)

周云龙　方　瑾　吴相钰

刘　宁　肖尊安　张崇浩

刘全儒　娄安如　刘建武

《植物生物学》(第 2 版)编写分工

绪论	周云龙
第一章	方　瑾　吴相钰
第二、五章	刘　宁　方　瑾
第四章	吴相钰
第三、六章	肖尊安　张崇浩
第七～十一、十四、十五章	周云龙
第十二、十三、十七章	刘全儒
第十六章	娄安如
植物学相关网址	刘建武

第二版前言

《植物生物学》是高等学校生物学基础课教材，为原国家教委“九五”重点教材立项，并被教育部批准为“面向21世纪课程教材”，于1999年11月出版。由于该教材体系新，内容新，体例新，教育观念新，适应了21世纪高等学校的教学改革的需求，在促进高校课程改革，提高植物学教学质量方面起到了积极的作用。4年来深受广大读者的欢迎和好评。全国有数十所不同类型的高校，包括综合性大学、师范院校及农业院校的生物学等专业在使用本教材，还有不少院校正计划使用，有关的科研院所的科技工作者和广大中学生物教师也将其作为学习参考书。

当代生命科学与技术飞速发展，新知识、新成果日新月异，高校教学改革对教材也提出了更高的要求。在这种形势下，《植物生物学》教材必须与时俱进，不断更新，只有这样，才能更好地适应现代生命科学与技术发展的需要，更好地反映现代教育思想观念，更好地为国家培养优秀的生命科学人才。正如我们在第一版的前言中所说：“教材也不是一成不变的，它既是一定历史时期科学成果的结晶，又是随着科学技术的发展和社会的进步而不断地发展的。”2003年，我们非常荣幸地获得了国家教育部的批准，《植物生物学》被列入了国家“十五”教材修订出版计划。我们深知国家对本教材的高度重视，同时也感到再版教材的编写是一项非常艰巨的任务。为此，我们对第一版教材进行了认真的分析和总结，广泛收集了广大教师和学生对这本教材的意见与建议。全体教材编写人员经过积极努力，在各兄弟院校广大教师和许多植物学著名学者的积极支持与帮助下，《植物生物学》的修订版终于可以和读者见面了。这里，我们简要介绍一下此次教材修订的指导思想、主要变化和特点以及如何使用等几个问题。

一、教材修订的指导思想

本次教材修订的指导思想是：坚持改革，重视基础，取其精华，加强综合，反映植物科学新进展，强化培养和提高学生的能力和创新精神。为了适应新形势下国家和世界生物学科技的发展和人才培养的要求，我们认为教材建设必须坚持改革，而且改革的步子还要大些，只有这样才能有大的发展和提高，决不能满足或停留在已有的水平上。但是，怎么改革呢？我们认为“植物生物学”的性质是基础课，因此，必须要重视基础知识，决不能轻视基础。否则，就会影响到我们的学生使他们变成头重脚轻根底浅的人。但重视基础并不等于没有选择，不分主次，而是要取基础知识精华和核心。教材修订之所以强调加强综合，是因为这是当代教育教学发展的重要趋势，也是培养现代科技人才的要求和方向。在当代学科间的交叉渗透日益加强，相近学科间的界限日益模糊的情况下，加强综合更为迫切。本次教材修订

的另一个重要思想就是重视植物科学的知识更新,在基础知识中注入新的研究成果。而且还要在一些重要领域反映植物科学的新进展,使学生在学习期间就能够了解植物科学发展的动态。一本好的教材不仅要体现上述几点思想,还要充分体现对学生能力和创新精神的培养提高,包括学习能力、思维能力、分析解决问题的能力、探究能力,以及强烈的求知欲望和向更高目标攀登的精神追求,这在科技发展迅猛的 21 世纪是特别重要的。

二、主要变化和特点

经过修订的第二版《植物生物学》教材基本保持了第一版的总体框架。和第一版相比,其主要变化有以下几点:

第一,在重视基础知识、基本理论的基础上加强了知识更新。第一版教材之所以受到广大师生的欢迎,其重要原因之一就是教材既保留了主要的基础知识,又更新注入了新知识。所以,修订版保持了第一版宽厚基础知识的特点。同时,第二版又注入了一些新知识。这种知识更新在教材中主要从两方面来体现:一是在教材的正文中适当添加一些新内容;二是以知识"窗口"的形式重点介绍植物科学中的一些新进展、新理论。这是本次修改和变更最大的地方。全书共有"窗口"28 个,删去或更新了第一版中的大部分"窗口",保留的"窗口"绝大多数也进行了一定的修改。所写的"窗口"包括细胞水平、分子水平、基本理论和应用技术等不同层次的内容,如"蓝藻是植物分子生物学研究的重要模式"、"模式植物拟南芥"、"光合作用光能转化研究的意义"、"植物木质部管状分子分化中的细胞程序性死亡"、"精卵识别"、"裸子植物的双受精"、"原核藻类的分子遗传学和基因工程"、"微藻和大型海藻的开发及应用"、"传粉生物学研究进展"、"生物技术是获取植物次生代谢产物的新途径"等。这些"窗口"的知识可以大大开阔同学的知识领域,使学生在植物生物学的学习上能够提高到一个新的层次。

第二,按照大学本科基础课的要求,适当调整了个别章节的难度。在教学实践中我们发现第一版教材内容的深度虽然在总体上是适宜的,是符合大学本科的培养目标的,但其中也有个别章节(主要是第四章光合作用)有些偏深,所以这次修改时对这一章进行了较大的改动,在内容的深度、问题论述的思路和文字的表述上都有了明显的变化。这样,教材在总体上更为协调,更符合培养目标的要求。

第三,进一步加强了教材对提高学生各种能力的设计。当代的教育和教学绝不能是填鸭式的单纯灌输书本知识,而是要在传授知识的同时提高学生的各种能力,培养和激发学生的创造性。本次修订强化了这方面的特点和内容。在教材中主要体现在 4 个方面:一是在每章的后面增加了"思考与探索",其中所列的问题比一般复习题要高一个层次,它不仅具有综合性和理解性的特点,而且有许多问题需要学生查阅一定的文献资料或设计试验以后才能解决;二是以"窗口"的形式不仅引导学生去了解与植物科学有关的一些新问题或重要问题,而且还提供一些文献供学生查阅学习和开展学术讨论等活动,以提高他们的多种能力;三是对于植物科学中的某些还不适宜作肯定结论的问题,则把研究的过程和不同的研究观点及证据客观地予以介绍,供同学们自己去分析、判断和思考;四是我们取消了每章后面的"本章内容提要",而改在每章的开始设置一个"内容提要"。在"内容提要"的内容上把原来结论式的提要,改为简要介绍该章的主要内容,并对一些重点或难点以及"窗口"进行了提

示,以提高学生学习的目的性,而结论式的要点则留给学生自己去作。总之,本版修订的重要变化之一就是使教材能够培养和开发学生的各种能力和创新精神。

第四,引导学生重视运用现代网络技术和手段查阅植物科学信息资料的意识和实际的查询能力,加大了教学内容的开放性。在教材的后面不仅提供了与植物科学有关的中、外学术期刊简介,还提供了各期刊的网址,以及与植物科学有关的一些综合性的国际国内的网站信息平台。一方面可增强学生重视信息的意识,另一方面是提高学生掌握信息的能力,使他们在学习期间就能充分利用世界知识资源,并可到全国和全世界开放的知识海洋中去猎取知识。

第五,进一步提高了插图质量,更换了第一版中不够清晰或质量不高的插图,书的彩图版也换上了不少更好更珍贵的照片,如百合胚囊的发育过程等。这对于更好地学习和理解教材内容极为有益。

三、对使用本教材的几点建议

第一,本教材是在体系上改革力度较大的一本生物学基础课教材,较好地体现了综合性和形态结构与机能相联系的现代教育新理念和要求,较好地整合了原来植物学和植物生理学两门课的基本内容,可以达到大学生物专业本科的要求。所以,学习了这门课,就可不再上植物生理学了。对于师范院校、综合大学、农林院校普通的生物和生物技术专业都是适用的。至于有些院校的某些专业对植物生理学要求较高,也可用本教材学习植物学的内容,另外再学习植物生理学。或在学习本教材后在高年级开设植物生理专题或高级植物生理课,以满足一部分专业的同学对生理学的更高要求。总之,本教材具有极大的灵活性,完全可以根据自己的特点和要求选用选学。

第二,在教学时数上,我们的实践是 160 ~ 180 学时(包括实验)即可。如果侧重植物形态结构和系统分类,生理部分要求较低,课时还可以再减少些。因为本教材中有生理的内容,在课程计划安排上最好在大学二年级开设此课。当然,在大学一年级学习也可以,只是在个别章节上(主要是光合作用)稍有困难,只要师生多下点功夫,问题并不大。特别是本次对光合作用一章进行了较大的修改,在保证基本要求的前提下,在难度和思路上也更符合本科同学的水平和特点。

第三,在教学方法上建议教师在保证使学生能够系统掌握植物生物学基本知识的基础上,重点讲授教材的重点和难点。对于学生自学就能够掌握的内容,应当指导学生去自学。这样,既可调动学生的学习积极性,提高学生的自学能力,又可以保证教师有较多的时间讲清楚难点和重点。在教学中要加强理论联系实际,加强启发性,避免死板灌输。还要提高多媒体课件的制作质量和改进运用多媒体进行教学的方法。

第四,教师要充分重视和发挥教材中设置的知识“窗口”和每章后面的思考与探索问题的作用。首先,教师要了解本教材这一特色举措的重要意义,这不仅对学生有重要意义,对教师自身知识水平的提高也是非常有益的。实际上,许多“窗口”的内容是教师并不清楚和了解的。因此,教师自己要事先对“窗口”的内容进行阅读和学习。在运用“窗口”的方法上也有多种,可在各章有关内容处提示学生去阅读和学习;也可选取某些“窗口”的内容要求同学去查文献资料,举行专题学术讨论会或报告会;也可选取某个“窗口”的内容请有关专家作

学术报告。对于每章后面的思考与探索问题也都要有明确要求,给予必要的引导和指导,尽可能为学生创造一些条件,使他们能够自己设计一些探索性小试验或调查等活动。同时还要有适当的检查或考察。只有这样,教材的特色作用才能得以发挥。

第五,搞好任课教师的配备。一般说,这门课安排两位教师比较适宜。但是,由于这门课是一门具有宽厚知识的综合性基础课,但是大多数大学教师的知识面比较窄,课程门类分的过细,有的对植物的形态结构有特长,有的对生理方面有特长,有的在分类上有特长。这样,包括我们在内的许多教师就有不小的困难。因此,在开始时可由 2 至 3 位教师共同协作,相互学习,取长补短。经过 1 至 2 年的过渡,2 位教师(甚至 1 位)就完全可以胜任该课的教学任务了。这对教师自己来说,拓宽了知识面,也是件大好事。改革就意味着是新事物,既是新事物就一定会遇到困难,同样,也意味着在不断地解决各种困难和问题的过程中得到了发展和提高。只要对教学质量的提高和对学生的培养有意义,我们教师克服一些暂时困难应该说是值得的。

由于教材第一版第三、六章的作者张崇浩和第四章的作者任海云因故不能参加本版的修订工作,主编受他们的委托,特邀请北京大学吴相钰教授编写第四章光合作用,同时参加第一章中细胞代谢的修改。北京师范大学肖尊安副教授修订第三章和第六章。第五章请北京师范大学刘宁副教授修改。此外,中国农业大学的李维基教授在第一章和第五章的编写工作中提出了许多宝贵意见。北京师范大学的桑建利教授对第一章的部分内容进行了修改。

这次教材修订的完成得到了全国广大师生和科技工作者的热心支持和帮助。如中国科学院院士魏江春、匡廷云先生,北京大学胡适宜、崔克明、顾红雅教授,中国科学院植物所种康、叶和春、付德志、施定基、桂耀林、张明理和杨永等研究员,中国科学院水生生物研究所研究员徐旭东,北京师范大学教授和长江学者张大勇以及任海云教授等在百忙中为本教材撰写了高水平的‘ 窗口 ”,北京大学高信曾、汪劲武、白书农等教授,北京师范大学贺士元教授以及兰州大学的蒲训、南京师范大学的张光富、山东大学辛益祥等老师都为教材的修改提了很多具体的意见和建议。北京师范大学周仪先生为教材又提供了一套珍贵的百合胚囊发育的彩色照片。因此,本教材修订版的完成,凝聚了我们全体教材修订组成员和全国广大同行教师和专家的心血,是我们共同努力的成果。在此,我们教材修订组的全体成员向上述各位专家和同行,以及广大的同学和朋友表示衷心感谢,并希望今后继续得到大家的支持和帮助,为更多地编写出我国高质量、高水平的教材而努力!由于我们的水平所限,修订版难免存在不少缺点和问题,敬请全国的广大师生批评指正。

编者 2004 年 8 月

第一版前言

教材在提高教学质量和教学改革中具有极其重要的地位和作用，因为教材直接关系到教学内容、教学思想和教学方法等一系列重要问题，归根结底，关系到培养人才的大问题。同时，教材还是一个国家、一个地区教学和科研水平的重要体现。教材也不是一成不变的，它既是一定历史时期科学成果的结晶，又是随着科学技术的发展和社会的进步而不断地发展的，旧的、过时的教材总是不断地被新教材所替代，即使是一部很好的教材，也必定要在不断的再版中充实、更新，甚至做大的改动。因此，教材也是一定历史时期科学技术发展水平的反映。

植物学教材亦然。20 世纪 50 年代我国尚无自己的适用教材，主要是从苏联照搬过来的。应该说那些教材虽有不足之处，但基本上是可用的，在培养我国 50 年代植物学和生物学工作者中起了好的作用。1958 年，在我国发生社会、生产和教育大变革的时期，植物学的内容和体系受到了猛烈冲击，但又走向了另一极端的误区，即片面强调生产实践，忽视了基本理论和基本知识，一度出现了以小麦、水稻或棉花等粮食或经济作物的个体发育和栽培技术为中心的植物学内容体系，给植物学教学带来了严重不良后果。60 年代初期总结了上述经验教训，纠正了一些偏向。但对于植物学究竟怎样改革仍然不大清楚。70 年代后期逐步恢复正常的教学秩序以后，植物学教材建设受到了很大重视，而且发展很快。到 90 年代，我国高校教师已先后编写出版了综合大学和高等师范院校使用的两套全国统编教材，而且还有农、林院校以及一些地方院校编写出版的多套植物学教材和实验实习教材。显然，这些教材比 50 年代的教材有了很大提高，充实了很多内容，更新了很多旧的知识和观念，在培养这一时期的生物学人才上起了积极作用。但上述教材的体系仍为旧教材的基本框架。近 30 年来植物科学和其他科学一样发展迅速，特别是分子生物学和生态学的发展对植物学产生了巨大影响（见“绪论”）。目前正处于世纪之交，急需能够适应培养跨世纪人才需要的新教材问世。早在 70 年代，有些发达国家就编写了《植物生物学》，其中影响较大的如美国 Peter H Raven，Ray F Evert 和 Susan E Eichhorn 等人编写的 Biology of Plants，自 1971 年第一版后，至今已出了第五版，其内容和体系已与传统植物学有了明显不同，具有显著特点。

20 世纪 80 年代以来，我们也在植物学教学改革和教材建设上进行了探索，先后编写了植物学教材、录像教材和实验实习教材。1995—1997 年经原国家教委批准立项，我们开展了“面向 21 世纪生物专业植物学课程内容和教学方法改革”的课题研究，提出了开设“植物生物学”课程的设想，并草拟了教材大纲。1997 年又经原国家教委批准，我们正式承担了“九五”重点教材《植物生物学》的研究编写任务。一年多来，我们分析了国内外一些有代表性的植物学教材，征求了一些高校教师的意见，在“大胆改革，努力创新，重视基础，推陈出新，

面向 21 世纪,以适应培养有创造力的跨世纪人才”的思想指导下编写出了这部教材。本教材的内容、体系和主要特点如下:

第一,在体系上突破了传统植物学教材的框架,在内容上有了较大调整。全一册的《植物生物学》除“绪论”外共有 17 章。最大的变化是将植物生命活动中最重要的光合作用、植物对水分、无机营养的吸收、运输和利用,植物的生长发育及其调控等内容包括在本书中,这种安排,一方面是考虑到植物的细胞、形态、结构与其生理功能密不可分,过去将它们人为的分别划分在植物学和植物生理学中分开讲授的情况不应该再继续下去了;另一方面,当代植物科学中各分支学科彼此交叉渗透,它们之间的界限逐渐淡化,这是现代植物科学发展的重要趋势之一。因此,在本教材中将植物的一些重要生命和生理活动与结构结合起来是完全必要的和恰当的。

在内容上也作了较大调整,植物生物学应涉及植物形态结构、植物生命活动、植物生态、植物系统进化等各个方面的知识。如为了使学生全面认识植物和其他生物的区别及联系,专门写了植物在生物分界中的地位一节;为了使学生对植物科学的过去、现在及未来有所了解,加强了植物科学简史的介绍;同时增加了生物多样性、植物进化的基本理论和基本过程,以及植物生态、植物资源及其利用等重要内容的章节。这样,本教材的内容较之传统植物学大大地丰富了。另一方面,对于种子植物分类的内容进行了大的削减,我们认为本教材的目的主要是让学生对植物界及其大类群有所认识,不宜在课堂上过多地讲授许多种类,而在实验和实习中去认识更多的植物和学习鉴别的方法效果更好。对于本应编入本教材中的植物遗传的基本知识暂未编入,主要是考虑到目前和今后一个时期我国教学改革的实际状况,当时机成熟时可在再版时增添。

第二,把握本教材为基础课教材的性质,吸取了过去曾发生过忽视基础知识的经验教训,既重视基本知识和基础理论,又注重知识更新,摒弃过时的和错误的一些旧知识、旧观念。这一特点主要体现在 4 个方面:一是站在 21 世纪植物科学发展的高度来精选、组织基本知识和基础理论;二是用已被证明的新的研究成果代替过时的和错误的东西;三是对有些重要问题尚不能定论时,则将各种主要观点摆出来供分析;四是对植物科学中不宜于在教材中展开的一些新成果或研究热点,采取开设“窗口”的办法予以介绍,并提供主要参考文献。这样,教材明显具有科学性、先进性和信息性的特点。此外,为了使师生及时了解和查阅植物科学领域的信息和研究成果,特在本书后面附上了国内外有关植物科学领域中的主要文献期刊,这在过去的植物学教材中是没有的。

第三,本教材吸收了现代关于生物分界的新思想,提出植物界为“光合自养的真核生物”的概念,不赞成原生生物界的提法。因此,本教材的主要植物类群包括真核藻类、苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物,这是本教材的主线。但也分别将原核生物界中的蓝藻、原绿藻和营吸收营养方式的真核生物真菌界(黏菌、真菌、地衣)予以介绍,其原因是考虑到二界系统的传统、它们和植物界的关系,以及便于在比较中更好地认识植物和分析植物界的系统发育等。

第四,坚持理论联系实际的原则。理论来源于科学实验、生产和生活实践,而又高于实践和指导实践。本教材坚持在重视基本理论和基本知识的同时也重视理论和实际的联系,并将这一思想体现在本教材各章的内容中。特别是在植物细胞、植物对营养物质的吸收、植

物的生长发育及其调控、植物多样性及其保护、植物类群等章节中都恰当而有重点地联系了生产、生活实际。这样不仅使基本理论变成活的知识,而且还可以提高学生的学习兴趣,激发学生的学习积极性,并对培养学生的科学学风和分析解决问题的能力有重要意义。

第五,有助于推动教学改革。特别是对课程设置、师资水平和学生素质的培养提高有明显的积极作用。教材覆盖了植物学科的多方面内容,特别是过去植物学和植物生理学的主要内容,至少可以将原有的两门课程改为一门课程,节省了很多教学时数用于开设更新一些内容的选修课和近代新学科。从教材本身来说也可提高教师的水平,一方面扩大了教师的知识领域,另一方面,教材中补充了一些新知识,特别是“窗口”的内容,对大多数教师都可以说是一个业务水平提高的重要措施。“窗口”的内容涉及到植物学科的新成就、研究热点或经典理论,其中许多窗口又是请有关知名专家撰写的。这对教师知识水平的提高具有重要意义。同时,这些“窗口”对学生也是一个极好的启迪,引导他们了解当代植物科学中的新动态,激发学生探讨植物更高层次和水平的问题。教师也可用“窗口”的题目组织学生讨论,举行学术报告会,请专家座谈等。这样,极有利于培养具有新思想、富有探索精神和有创造性思维能力的人才。

第六,教材注重规范化、形象化和简明化。本教材所用名词均采用全国自然科学名词审定委员会公布的名词,而且在书后附有中英文名词索引。教材有 388 幅的插图,另外还设有几页彩色插页,不仅便于理解书本中的知识,而且大大增加了教材的形象化、真实感和美感。此外,在文字表述上力求简明,一本内容如此丰富的教材仅为 70 多万字,这与过去的教材相比也可说是一个大的变化。

本教材的计划授课学时为 65 ~ 70(不含实验)。适用于高等师范院校和综合大学生物专业本科(含专科),也适用于高等农、林院校的相关专业。使用时可根据各校的具体情况选取所需重点,有些叙述或描述性的内容可指导学生课后阅读,既可保证教师讲清重点和难点,又可提高学生的自学能力。

本教材的诞生不仅是我们全体编写组成员努力的结果,同时也是和国内不少高校和中国科学院的著名学者教授的支持、关心和帮助分不开的,特别是中国科学院院士魏江春、阎隆飞研究员和施定基研究员、桂耀林研究员,北京大学顾红雅、崔克明等教授为本教材撰写了“窗口”,马炜梁、周仪、母锡金等教授提供了一部分彩色照片,贺士元、汪劲武等教授对教材提出了许多具体意见,马金双、陈令静等教授提供了美国有关植物学教材等,均为提高本教材的质量和水平作出了贡献。在此特向上述专家教授和其他关心支持本教材编写的同行们表示衷心感谢!由于编者水平有限,教材难免存在不足和不当之处,敬请各位专家教授和各位教师提出宝贵意见。

编者　1999 年 4 月

目　　录

绪　　论

第一节　植物在自然界和人类生活中的作用 …… 1
第二节　植物在生物分界中的地位 …… 2
一、林奈的两界系统 …… 2
二、海克尔的三界系统 …… 3
三、魏泰克的四界、五界系统 …… 3
四、六界和八界系统 …… 4
五、三域系统 …… 6
六、中国学者对生物分界的意见 …… 7
第三节　植物科学的研究对象和基本任务 …… 8
第四节　植物科学在自然科学和国民经济发展中的意义 …… 9
第五节　植物科学的发展简史和当代植物科学的发展趋势 …… 10
一、描述植物学时期 …… 10
二、实验植物学时期 …… 10
三、现代植物学时期 …… 12
四、中国植物科学发展的简要回顾 …… 13
第六节　学习植物生物学的要求和方法 …… 14
思考与探索 …… 15

第一章　植物细胞与组织

第一节　植物细胞的形态与结构 …… 17
一、植物细胞的形状与大小 …… 17
二、植物细胞的基本结构 …… 18
三、原生质体 …… 20
（一）质膜 …… 20
（二）细胞质 …… 22
（三）细胞核 …… 30
四、细胞壁 …… 32
（一）细胞壁的化学成分 …… 32
（二）细胞壁的层次 …… 34
（三）细胞壁的功能 …… 34
（四）初生纹孔场、胞间连丝与纹孔 …… 35
（五）细胞壁的形成与发育 …… 36
五、后含物 …… 37
（一）淀粉 …… 37
（二）蛋白质 …… 37
（三）脂肪与油 …… 37
（四）晶体 …… 37
第二节　细胞的新陈代谢 …… 38
一、生命活动中的能量 …… 38
（一）自由能 …… 38
（二）ATP …… 38
二、酶 …… 39

三、细胞呼吸 …… 39
四、细胞与外界环境的物质交换 …… 41
（一）植物细胞和水分的关系 …… 41
（二）离子和分子的跨膜转运 …… 44
第三节 植物细胞的增殖 …… 48
一、细胞周期 …… 48
（一）分裂间期 …… 48
（二）分裂期 …… 50
（三）细胞周期的时间 …… 50
（四）周期性细胞、终端分化细胞与 G_0 期细胞 …… 50
二、有丝分裂 …… 50
（一）有丝分裂的过程 …… 51
（二）染色体与纺锤体 …… 53
三、无丝分裂 …… 54
四、减数分裂 …… 54
（一）减数分裂的过程 …… 55
（二）发生减数分裂的时间与产物 …… 56
窗口 植物细胞的全能性 …… 56
第四节 植物细胞的生长、发育、分化与信号转导 …… 57
一、植物细胞的生长 …… 57
二、植物细胞的发育 …… 58
三、植物细胞的分化 …… 58
四、细胞信号系统和信号转导 …… 58
第五节 植物组织 …… 60
一、组织与器官的概念 …… 60
二、植物组织的类型 …… 60
（一）分生组织 …… 60
（二）成熟组织 …… 61
（三）复合组织 …… 67
思考与探索 …… 68

第二章 植物体的形态结构和发育

第一节 种子的萌发和营养器官的发生 …… 71
一、种子的构造和类型 …… 71
（一）种子的形态和构造 …… 71
（二）种子的类型 …… 73
窗口 人工种子 …… 75
二、种子的萌发和幼苗的形成 …… 75
（一）种子的寿命和休眠 …… 76
（二）幼苗的形成和类型 …… 76
第二节 根 …… 77
一、根和根系 …… 78
二、根的初生生长和初生结构 …… 79
（一）根尖及其分区 …… 79
（二）根的初生结构 …… 81
（三）侧根的发生 …… 85
三、根的次生生长与次生结构 …… 86
（一）维管形成层的产生与活动 … 86
（二）木栓形成层的产生与活动 … 87
（三）根的次生结构 …… 87
四、根瘤与菌根 …… 88
（一）根瘤 …… 88
（二）菌根 …… 89
五、根的功能 …… 89
六、根的变态 …… 90
（一）贮藏根 …… 90
（二）气生根 …… 90
第三节 茎 …… 91
一、茎的基本形态 …… 91
（一）茎的外形 …… 91
（二）芽的类型及构造 …… 92
（三）茎的生长习性和分枝 …… 93
二、茎尖及其发育 …… 94
（一）茎的顶端分生组织 …… 94
（二）叶原基和芽原基 …… 95

三、茎的解剖结构 …… 95
（一）双子叶植物茎的结构 …… 96
窗口　植物木质部管状分子分化中的细胞程序性死亡 …… 99
窗口　植物剥皮再生 …… 110
（二）裸子植物茎的结构特点 …… 111
（三）单子叶植物茎的特点 …… 112
四、茎的生理功能 …… 113
五、茎的变态 …… 113
（一）地上茎的变态 …… 113
（二）地下茎的变态 …… 114
第四节　叶 …… 115
一、叶的形态 …… 115
（一）叶的组成 …… 115
（二）叶的形态 …… 115
二、叶的解剖结构 …… 120
（一）被子植物叶的一般结构 …… 120
（二）裸子植物的叶 …… 123
（三）禾本科植物的叶 …… 123
三、叶的发育 …… 125
四、叶对不同生境的适应 …… 126
五、落叶与离层 …… 127
六、叶的变态 …… 128
（一）苞片和总苞片 …… 128
（二）叶刺 …… 128
（三）叶卷须 …… 129
（四）叶状柄 …… 129
（五）鳞叶 …… 129
（六）捕虫叶 …… 129
第五节　营养器官内部结构上的关系 … 130
思考与探索 …… 131

第三章　植物的无机营养

第一节　植物的水分代谢 …… 133
一、植物根系对水分的吸收 …… 133
（一）根系对水分的吸收 …… 133
（二）水分在根系中的运输 …… 134
（三）影响根系吸水的外界条件 …… 136
二、植物的蒸腾作用 …… 136
（一）蒸腾作用的意义和指标 …… 137
（二）气孔蒸腾和气孔运动 …… 137
窗口　气孔运动的调节机理 …… 140
（三）影响蒸腾作用的内外因子 …… 140
三、植物体内水分的运输 …… 141
（一）水分运输的途径 …… 141
（二）水分沿导管上升的动力 …… 141
第二节　植物的矿质营养 …… 142
一、植物必需的矿质元素及其作用 …… 143
（一）植物必需的矿质元素 …… 143
（二）必需元素的生理作用及其缺素症 …… 145
窗口　作物营养元素缺乏症检索表 …… 150
二、植物体对矿质元素的吸收 …… 151
（一）根吸收矿质元素的部位 …… 151
（二）根部吸收矿质元素的过程 …… 151
三、植物吸收矿质元素的特点 …… 154
（一）对矿质元素和水分的相对吸收 …… 154
（二）离子的选择吸收 …… 154
（三）单盐毒害和离子颉颃 …… 155
四、矿质元素在植物体内的同化 … 155
（一）硝酸盐的还原 …… 156
（二）亚硝酸盐的还原 …… 157
（三）氨的同化 …… 157

五、矿质元素在植物体内的运输 … 158
（一）运输的途径和速度 …… 158
（二）矿质元素在植物体内的分布 …… 159
六、影响根系吸收矿质元素的外界条件 …… 160
（一）温度和通气状况 …… 160
（二）土壤溶液浓度 …… 160
（三）土壤 pH …… 161
思考与探索 …… 162

第四章 光合作用

第一节 引论 …… 163
一、光合作用研究简史 …… 164
二、光合作用概述 …… 166
第二节 光反应 …… 167
一、叶绿素对光的吸收 …… 167
二、光系统 …… 170
三、光合电子传递系统 …… 172
（一）光合作用的光化学 …… 172
（二）光系统Ⅰ和光系统Ⅱ的协作 …… 173
（三）光合磷酸化作用 …… 174
第三节 碳反应 …… 175
一、光合碳还原循环 …… 175
二、C_4 植物和光呼吸 …… 176
第四节 环境因素对光合作用的影响 … 178
窗口 光合作用光能转化研究的意义 …… 179
思考与探索 …… 180

第五章 植物的繁殖

第一节 繁殖的类型 …… 182
一、植物的营养繁殖 …… 182
二、植物的无性生殖 …… 183
三、植物的有性生殖 …… 183
（一）同配生殖 …… 183
（二）异配生殖 …… 184
（三）卵式生殖 …… 184
四、植物的生活史与世代交替 …… 184
第二节 花 …… 185
一、花的组成与基本结构 …… 186
（一）花柄和花托 …… 186
（二）花萼和花冠 …… 186
（三）雄蕊群 …… 187
（四）雌蕊群 …… 187
二、花各部分结构的多样性及其演化 …… 190
（一）花部数目的变化 …… 190
（二）排列方式的变化 …… 190
（三）对称性的变化 …… 190
（四）子房位置的变化 …… 190
三、花序 …… 191
（一）无限花序 …… 191
（二）有限花序 …… 192
窗口 花器官发育的 ABC 模型 …… 193
第三节 花药与胚珠的发育及配子体的形成 …… 195
一、花药的发育和雄配子体的形成 …… 195
（一）花药的发育 …… 195
（二）小孢子的产生 …… 197
（三）花粉（雄配子体）的发育 …… 197

（四）成熟花粉的结构与功能 …… 198
二、胚珠的发育与雌配子体的形成 …… 202
（一）胚珠 …… 202
（二）胚囊（雌配子体）的结构与发育 …… 203
第四节　传粉与受精 …… 207
一、传粉 …… 207
（一）传粉的方式 …… 207
（二）传粉的媒介 …… 208
窗口　传粉生物学研究进展 …… 208
二、受精作用 …… 210
（一）花粉粒在柱头上的萌发 …… 210
（二）花粉管在雌蕊组织中的生长 …… 210
窗口　自交不亲和性 …… 211
（三）花粉管到达胚珠进入胚囊 …… 213
（四）双受精 …… 214
窗口　精卵识别 …… 215
三、无融合生殖与多胚现象 …… 217
（一）减数胚囊的无融合生殖 …… 217
（二）未减数胚囊的无融合生殖 …… 218
（三）不定胚 …… 218
第五节　种子的形成 …… 218
一、胚的发育 …… 218
（一）合子 …… 219
（二）原胚阶段 …… 219
（三）胚的分化与成熟阶段 …… 220
二、胚乳 …… 220
（一）核型胚乳 …… 220
（二）细胞型胚乳 …… 222
（三）沼生目型胚乳 …… 222
三、种皮的形成 …… 223
第六节　果实 …… 223
一、果实的形成与结构 …… 223
二、果实的类型 …… 224
（一）根据果实的来源分类 …… 224
（二）根据心皮与花部的关系分类 …… 224
（三）根据果实成熟时果皮的性质分类 …… 224
三、果实和种子对传播的适应 …… 228
（一）以果实自身的机械力量散布种子 …… 228
（二）适应人及动物的传播 …… 228
（三）适应风力的传播 …… 229
（四）适应水力的传播 …… 229
第七节　被子植物的生活史 …… 229
思考与探索 …… 230

第六章　植物的生长发育及其调控

第一节　植物激素对生长发育的调控 … 231
一、生长素类 …… 232
（一）生长素的生理作用 …… 233
（二）生长素的极性运输 …… 234
（三）生长素的作用机理 …… 235
二、赤霉素和细胞分裂素 …… 238
（一）赤霉素 …… 238
（二）细胞分裂素 …… 239
三、脱落酸和乙烯 …… 241
（一）脱落酸 …… 241
（二）乙烯 …… 242
四、激素间的相互作用 …… 243
窗口　生长抑制物质在农业上的应用 …… 244
第二节　植物的营养生长及其调控 …… 245
一、种子萌发 …… 245

（一）种子的休眠 …… 245
（二）种子萌发的条件和生理变化 …… 246
二、植物的生长和运动 …… 247
（一）周期性 …… 248
（二）相关性 …… 249
（三）植物的运动 …… 252
窗口 植物的向重力性 …… 253
第三节 光和温度对植物生长的影响 … 255
一、光 …… 255
（一）光对生长的抑制作用 …… 256
（二）光促进组织的分化 …… 256
二、温度 …… 257
第四节 植物的生殖生长及其调控 …… 258
一、低温和花的诱导 …… 258
二、光周期和花的诱导 …… 260
（一）光周期反应的类型 …… 260
（二）光周期诱导 …… 261
（三）光暗交替的重要性 …… 263
（四）红光、远红光的可逆现象 … 263
三、光受体 …… 264
（一）光敏色素 …… 264
（二）光敏色素的作用 …… 266
（三）蓝光受体 …… 266
第五节 植物的成熟、衰老及其调控 …… 267
一、种子的成熟及调控 …… 267
二、果实的成熟及调控 …… 268
三、植物的衰老及调控 …… 270
第六节 植物生长发育中基因的表达与调控 …… 270
窗口 模式植物拟南芥 …… 272
思考与探索 …… 273

第七章 生物多样性和植物的分类及命名

第一节 生物多样性的含义和重要性 … 274
第二节 植物的分类 …… 277
一、植物分类的方法 …… 277
（一）人为的分类 …… 277
（二）自然的分类 …… 278
二、植物分类的基本单位和阶层系统 …… 279
第三节 植物命名法 …… 280
第四节 植物界的基本类群 …… 281
思考与探索 …… 282

第八章 原核藻类（Prokaryotic Algae）

第一节 原核生物与原核藻类 …… 283
第二节 蓝藻门（Cyanophyta） …… 284
一、主要特征 …… 284
（一）藻体形态 …… 284
（二）细胞结构 …… 284
（三）异形胞 …… 286
（四）繁殖方式 …… 286
（五）生境和分布 …… 286
二、分类及经济价值 …… 287
（一）分类概况 …… 287
（二）经济价值和代表种类 …… 287
窗口 蓝藻是植物分子生物学研究的重要模式 …… 290
第三节 原绿生物（Prochlorophytes） …… 291
窗口 原核藻类的分子遗传学和基因工程研究 …… 293

思考与探索 …… 294

第九章　真核藻类(Eukaryotic Algae)

第一节　真核藻类概述 …… 295
一、藻体的形态结构 …… 295
二、细胞结构 …… 296
窗口　真核藻类光合器的亚显微结构 …… 296
三、生殖结构 …… 297
四、鞭毛和眼点 …… 298
五、繁殖 …… 299
(一) 营养繁殖 …… 299
(二) 无性生殖 …… 300
(三) 有性生殖 …… 300
六、真核藻类的生活史 …… 300
(一) 合子减数分裂 …… 300
(二) 配子减数分裂 …… 300
(三) 孢子减数分裂 …… 300
七、生境与分布 …… 301
第二节　真核藻类的主要门类及其分门的依据 …… 302
第三节　绿藻门(Chlorophyta)和轮藻门(Charophyta) …… 304
一、主要特征 …… 304
二、代表种类 …… 305
(一) 绿藻门的代表种类 …… 305
窗口　衣藻与叶绿体基因工程研究 …… 307
(二) 轮藻门的代表种类 …… 310
第四节　硅藻门(Bacillariophyta) …… 312
一、主要特征 …… 312
二、常见代表种类 …… 314
第五节　褐藻门(Phaeophyta) …… 315
一、主要特征 …… 315
二、常见重要代表种类 …… 316
第六节　红藻门(Rhodophyta) …… 318
一、主要特征 …… 318
二、常见重要代表种类 …… 319
(一) 紫菜属(*Porphyra*) …… 319
窗口　紫菜生活史和个体发育中光合特性及两种藻胆体的研究 …… 321
(二) 江蓠[*Gracilaria verrucosa* (Huds.) Paperfuss] …… 322
第七节　真核藻类在水生生态系统中的地位及其经济价值 …… 324
一、真核藻类是水生生态系统中的初级生产者 …… 324
二、赤潮与水华 …… 324
三、水质监测和水质净化 …… 326
四、真核藻类的经济价值 …… 327
(一) 食用 …… 327
(二) 药用 …… 327
(三) 工业原料 …… 327
窗口　微藻和大型海藻的开发及应用 …… 328
一、微藻 …… 328
二、大型海藻 …… 328
思考与探索 …… 329

第十章 苔藓植物(Bryophyte)

第一节 苔藓植物的主要特征 …… 331
一、植物体的形态结构 …… 331
(一)配子体 …… 331
(二)孢子体 …… 333
窗口 苔藓植物配子体和孢子体光合作用的比较研究 … 333
二、有性生殖器官和生殖过程 …… 334
三、生活史 …… 335
四、分布与生境 …… 335
第二节 分类概况和代表植物 …… 336
一、分类概况 …… 336
二、主要代表植物 …… 337
(一)葫芦藓(*Funaria hygrometrica* Hedw.) …… 337
(二)地钱(*Marchantia polymorpha* L.) …… 338
(三)角苔属(*Anthoceros*) …… 342
第三节 苔藓植物的经济价值 …… 343
窗口 苔藓植物在大气污染监测中的应用 …… 343
思考与探索 …… 345

第十一章 蕨类植物(Pteridophyte)

第一节 蕨类植物的主要特征 …… 346
一、孢子体 …… 346
(一)形态和营养器官 …… 346
(二)维管组织 …… 347
(三)中柱 …… 348
(四)孢子囊和孢子 …… 349
二、配子体 …… 350
(一)配子体的形态和营养方式 …… 350
(二)有性生殖器官和受精 …… 351
三、生活史 …… 351
四、生境和分布 …… 351
第二节 蕨类植物的分类系统和主要代表植物 …… 352
一、蕨类植物的分类系统 …… 352
二、蕨类植物的主要代表植物 …… 353
(一)石松属(*Lycopodium*) …… 353
(二)卷柏属(*Selaginella*) …… 354
(三)问荆(*Equisetum arvense* L.) …… 356
(四)蕨[*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn var. *latiusculum* (Desv.) Underw.] …… 357
第三节 蕨类植物的经济价值 …… 360
一、药用 …… 360
二、食用 …… 361
三、指示植物 …… 361
(一)土壤指示蕨类 …… 361
(二)气候指示蕨类 …… 361
(三)矿物指示蕨类 …… 361
四、工农业上的用途 …… 361
(一)工业上的用途 …… 361
(二)农业上的用途 …… 361
五、观赏价值 …… 361
六、科学研究上的价值 …… 362
窗口 顶枝学说和陆生植物叶的起源 …… 362
思考与探索 …… 364

第十二章　裸子植物(Gymnosperm)

第一节　裸子植物的主要特征 …… 365
一、孢子体发达 …… 365
二、具有裸露的胚珠 …… 365
三、孢子叶聚生成球花 …… 366
四、配子体退化,寄生在孢子体上 …… 366
五、形成花粉管,受精作用不再受水的限制 …… 366
六、具有多胚现象 …… 367
第二节　裸子植物的生活史 …… 367
一、孢子体和球花 …… 367
二、雄配子体 …… 368
三、雌配子体 …… 369
四、传粉和受精 …… 370
五、胚胎发育和成熟 …… 370
(一)原胚阶段 …… 371
(二)胚胎选择阶段 …… 371
(三)胚的组织分化和成熟 …… 372
(四)种子的形成 …… 372
窗口　裸子植物的双受精 …… 373
第三节　裸子植物的分类和常见科属代表 …… 375
一、苏铁纲(Cycadopsida) …… 376
苏铁科(Cycadaceae) …… 376
二、银杏纲(Ginkgopsida) …… 377
银杏科(Ginkgoaceae) …… 377
三、松杉纲(Coniferopsida) …… 378
(一)松科(Pinaceae) …… 379
(二)杉科(Taxodiaceae) …… 379
(三)柏科(Cupressaceae) …… 381
(四)松杉纲其他代表种类 …… 383
四、买麻藤纲(倪藤纲)(Gnetopsida)[盖子植物纲(Chlamydospermopsida)] …… 384
(一)麻黄科(Ephedraceae) …… 384
(二)买麻藤科(Gnetaceae) …… 385
第四节　裸子植物的经济价值 …… 386
一、林业生产中的作用 …… 386
二、工业上的应用 …… 387
三、食用和药用 …… 387
四、观赏和庭院绿化 …… 387
思考与探索 …… 387

第十三章　被子植物(Angiosperm)

第一节　被子植物的主要特征 …… 388
一、具有真正的花 …… 388
二、具有雌蕊,形成果实 …… 388
三、具有双受精现象 …… 389
四、孢子体进一步的发达和分化 …… 389
五、配子体进一步退化 …… 389
第二节　被子植物的分类原则和演化趋向 …… 389
第三节　被子植物分类的依据 …… 391
一、形态学资料 …… 391
二、细胞学资料 …… 391
三、化学资料 …… 392
四、分子生物学资料 …… 392
五、超微结构和微形态学方面的资料 …… 393
第四节　花程式、花图式和检索表 …… 393

一、花程式 …… 393
二、花图式 …… 394
三、检索表 …… 395
（一）定距检索表 …… 395
（二）平行检索表 …… 395
第五节　被子植物的分类 …… 396
一、双子叶植物纲（Dicotyledoneae） …… 397
（一）木兰科（Magnoliaceae） …… 397
（二）毛茛科（Ranunculaceae） …… 398
（三）桑科（Moraceae） …… 400
（四）壳斗科（Fagaceae） …… 401
（五）石竹科（Caryophyllaceae） …… 401
（六）锦葵科（Malvaceae） …… 403
（七）葫芦科（Cucurbitaceae） …… 404
（八）杨柳科（Salicaceae） …… 406
（九）十字花科（Cruciferae，Brassicaceae） …… 407
（十）蔷薇科（Rosaceae） …… 408
（十一）蝶形花科（Fabaceae，Papilionaceae） …… 409
（十二）大戟科（Euphorbiaceae） …… 411
（十三）葡萄科（Vitaceae，Ampelidaceae） …… 412
（十四）芸香科（Rutaceae） …… 412
（十五）伞形科（Umbelliferae，Apiaceae） …… 414
（十六）茄科（Solanaceae） …… 415
（十七）唇形科（Lamiaceae，Labiatae） …… 416
（十八）桔梗科（Campanulaceae） …… 416
（十九）菊科（Asteraceae，Compositae） …… 417
二、单子叶植物纲（Monocotyledoneae） …… 419
（一）泽泻科（Alismataceae） …… 419
（二）棕榈科（Areacaceae，Palmae） …… 421
（三）禾本科（Gramineae，Poaceae） …… 422
（四）姜科（Zingiberaceae） …… 424
（五）百合科（Liliaceae） …… 425
（六）兰科（Orchidaceae） …… 426
第六节　被子植物的分类系统概要 …… 428
一、恩格勒系统 …… 428
二、哈钦松系统 …… 429
三、塔赫他间系统 …… 429
四、克朗奎斯特系统 …… 430
窗口　分支系统学简介 …… 431
思考与探索 …… 432

第十四章　植物的进化和系统发育

第一节　植物进化的证据 …… 433
一、化石证据 …… 433
二、比较解剖学的证据 …… 434
三、个体发育中重演现象的证据 …… 434
四、生理生化的证据 …… 434
五、分子生物学的证据 …… 435
第二节　植物进化的方式 …… 435
一、上升式进化 …… 435
二、下降式进化 …… 436
三、趋同进化 …… 436
四、趋异进化 …… 436
五、平行进化 …… 437
六、特化或专化 …… 437
七、渐变式进化与跳跃式进化 …… 438

第三节　生物进化的基本理论 …… 438
一、达尔文的自然选择学说 …… 438
二、综合进化论和分子进化的中性学说 …… 439
三、隔离在植物物种形成和植物进化中的重要作用 …… 439
四、单元起源和多元起源 …… 439
（一）单元论 …… 440
（二）多元论 …… 440
五、植物的个体发育和系统发育 … 440
（一）植物的个体发育 …… 440
（二）植物的系统发育 …… 441
第四节　植物界的起源和进化 …… 441
一、地质年代与植物进化简史 …… 441
二、植物界的起源和进化简史 …… 441
（一）原核藻类的产生 …… 443
（二）真核藻类的产生和发展 …… 444
（三）裸蕨植物的产生和蕨类植物的起源和发展 …… 445
（四）苔藓植物的产生和发展 …… 447
（五）原裸子植物和裸子植物的起源及发展 …… 449
（六）被子植物的起源和发展 …… 451
窗口　植物分子系统发育研究 … 455
思考与探索 …… 456

第十五章　黏菌、真菌和地衣

第一节　黏菌、真菌和地衣的主要区别 …… 457
第二节　真菌门（Eumycota） …… 459
一、真菌门的主要特征 …… 459
（一）营养体 …… 459
（二）营养方式 …… 460
（三）细胞结构 …… 460
（四）繁殖 …… 461
（五）分布 …… 463
二、真菌的主要分类群 …… 463
（一）鞭毛菌亚门（Mastigomycotina） …… 463
（二）接合菌亚门（Zygomycotina） …… 464
（三）子囊菌亚门（Ascomycotina） …… 465
（四）担子菌亚门（Basidiomycotina） …… 470
（五）半知菌亚门（Deuteromycotina） …… 475
三、黏菌和真菌的起源 …… 476
四、真菌的经济意义以及与人类的关系 …… 477
（一）食用真菌 …… 477
（二）药用真菌 …… 477
（三）工业上的用途 …… 477
第三节　地衣门（Lichenes） …… 477
一、地衣的主要特征 …… 477
（一）地衣体的组成和营养关系 …… 477
（二）地衣的形态 …… 478
（三）地衣体的结构 …… 478
（四）地衣的繁殖 …… 479
（五）地衣的分布 …… 480
二、地衣的分类 …… 480
三、地衣的经济价值和在自然界中的作用 …… 480
窗口　地衣、真菌和菌物的研究进展 …… 481
思考与探索 …… 482

第十六章　植物与环境

第一节　关于环境的概念 …… 484
一、生物圈的环境 …… 485
（一）大气圈 …… 485
（二）水圈 …… 486
（三）岩石圈和土壤圈 …… 486
二、人工环境 …… 486
三、生态因子的分类 …… 487
（一）气候因子 …… 487
（二）土壤因子 …… 487
（三）生物因子 …… 487
（四）地形因子 …… 487
（五）人为因子 …… 487
第二节　植物对光因子的生态适应 …… 488
一、植物对不同光照强度的生态适应类型 …… 488
（一）阳地植物 …… 488
（二）阴地植物 …… 488
（三）耐阴植物 …… 488
二、植物对不同日照长度的生态适应类型 …… 489
（一）长日照植物 …… 489
（二）短日照植物 …… 489
（三）中日照植物 …… 489
（四）日中性植物 …… 489
第三节　植物对温度因子的生态适应 … 490
第四节　植物对水因子的生态适应 …… 491
一、水生植物类型 …… 491
（一）沉水植物 …… 491
（二）浮水植物 …… 492
（三）挺水植物 …… 492
二、陆生植物类型 …… 492
（一）湿生植物 …… 492
（二）中生植物 …… 492
（三）旱生植物 …… 492
第五节　植物对土壤因子的生态适应 … 493
一、土壤质地类型 …… 493
二、土壤的化学性质与植物的关系 …… 493
第六节　植物种群与环境 …… 494
一、种群的年龄结构 …… 494
（一）增长型种群 …… 495
（二）稳定型种群 …… 495
（三）衰退型种群 …… 495
二、种群的分布格局 …… 495
（一）随机分布 …… 495
（二）均匀分布或规则分布 …… 495
（三）团块分布或聚群分布 …… 495
三、种群的数量变化规律 …… 495
四、种群的遗传与进化 …… 496
第七节　植物群落与环境 …… 497
一、植物群落的结构 …… 497
（一）垂直结构 …… 497
（二）水平结构 …… 498
（三）时间结构——周期性和群落季相 …… 498
二、植物群落的演替 …… 498
（一）水生演替系列 …… 499
（二）旱生演替系列 …… 500
第八节　世界和中国植被的重要类型 … 501
一、热带雨林 …… 501
（一）热带雨林的特点 …… 501
（二）世界热带雨林的分布 …… 502
（三）我国的热带雨林 …… 503
二、亚热带常绿阔叶林 …… 503
三、夏绿阔叶林 …… 504
四、针叶林 …… 505
五、草原 …… 505
六、荒漠 …… 507
七、冻原 …… 508
（一）冻原植被的特点 …… 508

（二）冻原的类型…… 508
第九节　生态系统 …… 509
一、什么是生态系统 …… 509
二、生态系统的结构 …… 509
（一）生物部分 …… 509
（二）非生物部分…… 510
三、生态系统的能量流动 …… 510
四、生态系统的物质循环 …… 512
（一）水循环 …… 512
（二）碳循环 …… 512
（三）氮循环 …… 514
第十节　生态系统的生物生产 …… 515
一、初级生产 …… 515
二、次级生产 …… 516
第十一节　植被在生态系统中的作用 … 517
思考与探索 …… 518

第十七章　植物资源的利用与保护

第一节　保护植物资源的意义…… 519
第二节　我国植物资源利用与保护现状 …… 520
一、我国植物资源的现状 …… 520
二、我国 40 多年来对植物资源开发利用的成果 …… 521
三、我国对植物资源的保护…… 521
四、植物外来种对我国植物资源的影响 …… 522
第三节　植物资源的合理开发和利用 … 523
一、合理开发利用的一般规则…… 523
（一）正确处理开发利用与保护的关系 …… 523
（二）经济效益、生态效益和社会效益相统一…… 523
（三）永续利用 …… 524
二、植物资源开发利用的思路…… 524
（一）建立资源数据库 …… 524
（二）深度加工和综合利用 …… 524
（三）因地制宜，充分发挥当地的优势 …… 525
（四）不断从野生植物中研究和寻找新的有用的种类 …… 525
（五）重视资源植物基地建设 …… 525
窗口　生物技术是获取植物次生代谢产物的新途径 …… 525
思考与探索 …… 526

主要参考文献 …… 527
国内外植物科学主要期刊简介 …… 532
植物学相关网址 …… 540
中英文名词索引 …… 542

绪　　论

提　要　绪论是一本教材的导入篇。这里简述了植物科学的一些基本问题，如什么是植物？哪些生物属于植物？人们对它们在生物分界系统中的地位的认识是怎样发展的？既介绍了国内外不同学者的观点，又提出了作者自己的看法，可为读者提供一个自由思考和讨论的空间。对于植物在自然界中的作用和与人类的关系、植物科学和其他自然学科的关系及它们在国民经济发展中的重要意义等也作了简要分析。同时，还注重对植物科学史的介绍，分析了植物科学从描述植物学到实验植物学再到现代植物学的发展过程和21世纪可能的发展趋势等。绪论中对如何学好“植物生物学”的问题，提出了明确的要求和建议。

第一节　植物在自然界和人类生活中的作用

植物是生物圈中一个庞大的类群，约有数十万种，广泛分布于陆地、河流、湖泊和海洋中，它们在生物圈的生态系统、物质循环和能量流动中处于最关键的地位，它们在自然界中具有不可替代的作用。

第一，植物是自然界中的第一性生产者，即初级生产者。植物含有叶绿素，可通过光合作用过程把太阳能转化为化学能，并以各种形式贮存能量，如形成糖类、蛋白质、脂肪等。这些物质是自然界中各类生物赖以生存的物质基础，也是人类生存的食物和生活物质来源。据统计，地球的陆地上各种生物生态系统面积约有14.9亿 km^2，净初级生产力为 1.15×10^{15} kg/年；海洋面积为51亿 km^2，净初级生产力为 1.70×10^{15} kg/年（Whittaker，1975）。人类和其他各类生物的生存主要是直接或间接依靠绿色植物提供的各种食物和生存条件。据推算，地球上的植物为人类提供约90%的能量、80%的蛋白质，食物中有90%产于陆生植物。人类食物约有3000多种，其中作为粮食的植物主要有20多种。植物也是医药的重要来源，仅中国就有5000种以上的药用植物。在一些国家常用的重要药物是从90种植物中提取的119种化合物。中国市场上，以中草药为主的药品则占一半以上。特别是以绿色植物为主体的生态系统的功能及其经济效益是巨大的。据研究，地球上

16 类生物群系(biome)具有 17 大生态功能与效益,其年生产总值达 3.3×10^{12} 美元,相当于全球 1994 年生产总值的 1.8 倍。有人对中国生态系统效益价值的估算为 5.4×10^{12} 元人民币,其中陆地生态系统为 3.3×10^{12} 元人民币,海洋生态系统为 2.1×10^{12} 元人民币,约相当于 1994 年中国全国生产总值的 1.2 倍。中国 1998 年在长江流域和东北的松嫩流域发生的特大洪水,在很大程度上是由于中上游的森林生态系统遭到破坏,丧失了水土保持和水源涵养功能,以及中游的湖泊湿地生态系统丧失了水分调节功能。由此看出,生态系统功能及其效益的价值化将被纳入各国的市场与经济体系,将使经济体系产生革命性的变革。总之,人类的衣、食、住、行等各个方面都离不开植物。

第二,植物在维持地球上物质循环的平衡中同样也起着不可替代的作用,如通过光合作用过程吸收大量的 CO_2 和放出大量的 O_2,以维持大气中 CO_2 和 O_2 的平衡(现在大气中 O_2 占 21%,CO_2 占 0.03%)通过合成与分解作用参与自然界中氮、磷和其他物质的循环和平衡。(见第十六章)

第三,植物为地球上其他生物提供了赖以生存的栖息和繁衍后代的场所。

第四,植物在调节气温,水土保持,以及在净化生物圈的大气和水质等方面均有极其重要的作用。

总之,植物在自然界中是第一性生产者,是一切生物(包括人类)赖以生存的物质基础,为一切真核生物(包括需氧原核生物)提供生命活动必需的氧气和生存环境,维持着自然界中的物质循环和平衡,甚至可以说,没有了植物,其他的生物(包括人类)也将不能生存。

第二节 植物在生物分界中的地位

学习植物生物学,首先需要认识什么是植物这个最基本的问题。在我们生存的这个星球上存在着各种各样的生命形式,植物(plant)就是其中最重要的一大类。人类对植物的认识已很久,在把握植物和其他生物的区别时最主要的都是以植物含有叶绿素,可以进行光合作用,具有细胞壁,而且是固着生活为基本特征。但是随着科学技术的发展,人们对植物和其他生物的认识也在不断地加深,对植物的确定特征和它所包含的类群也不断地有了新的看法。为此,在学习植物生物学时有必要对生物如何分界和植物在生物分界中的地位作一简要介绍。

一、林奈的两界系统

早在 2000 多年前,人类在生产实践和生活中已初步认识到植物和动物的区别。200 多年前,现代生物分类的奠基人,瑞典的博物学家林奈(Carolus Linnaeus,1707—1778)(图绪-1)在《自然系统》(Systema Naturae,1735)一书中明确地将生物分为植物和动物两大类,即植物界(Kingdom Plantae)和动物界(Kingdom Anima-

lia)。他于1753年发表的巨著《植物种志》中将植物分成24纲,把动物分成6纲。这就是通常所说的生物分界的两界系统。这在当时的科学技术条件下是有重大科学意义的。至今,许多植物学和动物学教科书仍沿用该两界系统。

图绪-1　林奈(Carolus Linnaeus)

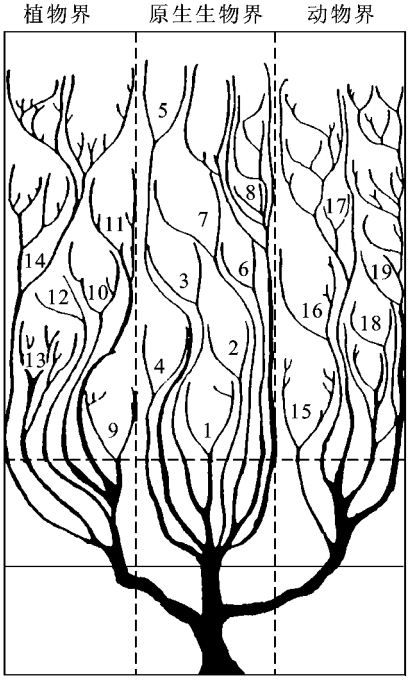
林奈(1707—1778)一生共出版了180种著作,其中在植物方面的代表著作有《自然系统》(1735)、《植物学基础》(1736)、《植物属志》(1737)、《植物纲志》(1737)、《植物种志》(1753)等,并完善和正式使用了双名法

二、海克尔的三界系统

19世纪前后,显微镜的发明和广泛使用,人们发现有些生物兼有动物和植物两种属性,如裸藻、甲藻等。它们中一部分种类既含有叶绿素,能进行光合作用,同时又可运动。裸藻还没有细胞壁,有的种类进行异养生活。特别是又发现曾列入植物中的黏菌类在其生活史中有一个阶段为动物性特征(营养时期为裸露的原生质团,可作变形运动),另一个阶段为植物性特征(无性生殖时期形成孢子囊和产生具细胞壁的孢子)。在探索和解释这些矛盾中,1860年霍格(J. Hogg)提出将所有单细胞生物,所有的藻类、原生动物和真菌归在一起,成立一个原始生物界(Protoctista);1866年德国的著名生物学家海克尔(E. Haeckel,1834—1919)提出成立一个原生生物界(Kingdom Protista)。他把原核生物、原生动物、硅藻、黏菌和海绵等,分别从植物界和动物界中分出,共同归入原生生物界。这就是生物分界的三界系统(图绪-2)。海克尔和霍格的三界系统内容基本相同。但海克尔的三界系统在当时直至20世纪中叶并未被德国和国际上接受和采用。此外,E. O. Dodson在1971年也提出了另一个由原核生物界、植物界和动物界组成的三界系统。

三、魏泰克的四界、五界系统

1959年,魏泰克(R. H. Whittaker,1924—1980)提出了四界分类系统,他将不含叶绿素的真核菌类从植物界中分出,建立一个真菌界(Kingdom Fungi),而且和植物界一起并列于原生生物界之上(图绪-3)。10年后(1969),魏泰克在他的四界系统的基础上,又提出了五界系统,他将四界系统中归入原生生物界中的细菌和蓝藻分出,建立一个原核细胞结构的原核生物界(Kingdom Monera),并放在原生生物界之下(图绪-4)。魏泰克的五界系统影响较大,流传较广。但是对魏泰克的四界、五界系统中的原生生物界不少学者存在质疑和反对意见,因为它所归入的生物比较庞杂、混乱。我国真菌学家邓叔群在1966年指出:"所谓的原生生物只不过是各种低等生物的混合。"1978年我国藻类学界在讨论中国藻类志编写系统时,决定



图绪-2 海克尔的三界系统(1866)(自梁家骥等)

1. 原核生物 2. 原质虫类(原生动物) 3. 鞭毛生物(原生动物) 4. 硅藻 5. 黏菌 6. 黏壳虫类(原生动物) 7. 根足虫类(原生动物) 8. 海绵动物 9. 原始植物(绿藻类) 10. 红藻类 11. 褐藻类 12. 轮藻类 13. 真菌及地衣 14. 茎叶植物 15. 腔肠动物 16. 棘皮动物 17. 关节动物 18. 软体动物 19. 脊椎动物

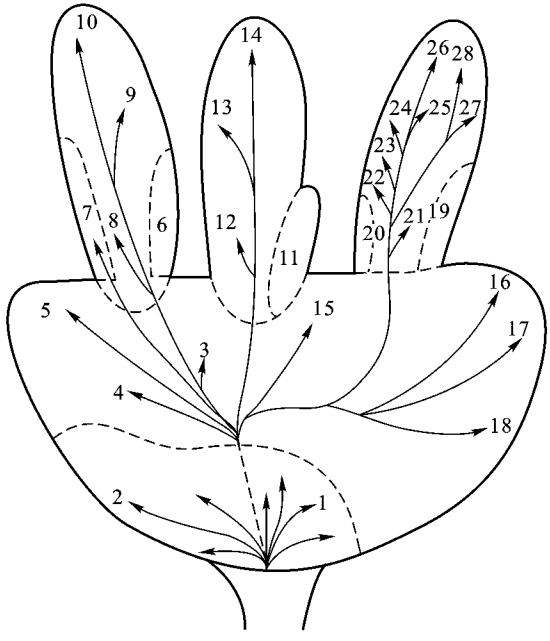
不把原生生物界作为一个自然的分类群。魏泰克的四界、五界系统的优点是在纵向显示了生物进化的三大阶段,即原核生物、单细胞真核生物(原生生物)和真核多细胞生物(植物界、真菌界、动物界);同时又从横向显示了生物演化的三大方向,即光合自养的植物、吸收方式的真菌和摄食方式的动物。

1974 年,黎德尔(G. E. Leedale)提出了另一个四界系统,他去掉了原生生物界,而将魏泰克五界系统中的原生生物分别归到植物界、真菌界和动物界中。在他的四界系统图中还用一条弧线表示单细胞真核生物(原生生物)的水平。

此外,马克利斯(Lynn Margulis)和 Karlene V. Schwartz 也提出了一个五界系统,基本和魏泰克的相同,但他们把所有的真核藻类都归入原生生物界中,而植物界仅包括苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物。

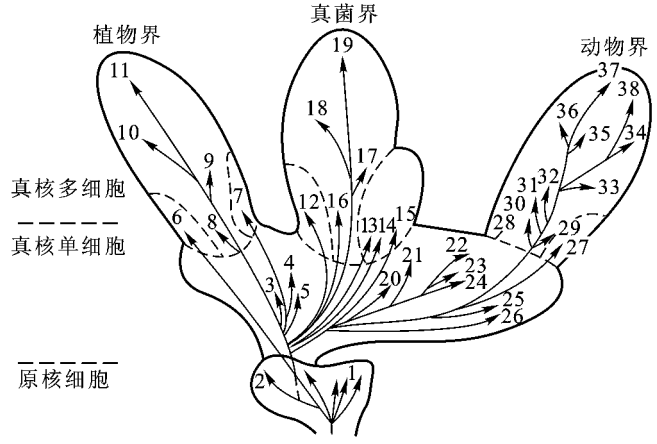
四、六界和八界系统

1949 年捷恩(Jahn)提出将生物分成后生动物界(Metazoa)、后生植物界(Metaphyta)、真菌界、原生生物界、原核生物界和病毒界(Archetista)的六界系统。1990 年布鲁斯卡(R. C. Brusca)等提出另一个六界系统,即原核生物界、古细菌界(Archaebacteria)(包括产甲烷细菌等)、原生生物界、真菌界、植物界和动物界。1989



图绪-3　魏泰克的四界系统图(1959)(自梁家骥、汪劲武)

1. **细菌**　2. **蓝藻**　3. **裸藻**　4. **甲藻**　5. **金藻**　6. **红藻**　7. **褐藻**　8. **绿藻**　9. **苔藓植物**　10. **维管植物**
11. **黏菌**　12. **藻状菌**　13. **子囊菌**　14. **担子菌**　15. **孢子虫**　16. **动鞭毛虫**　17. **纤毛虫**　18. **肉足虫**
19. **海绵动物**　20. **中生动物**　21. **腔肠动物**　22. **扁形动物**　23. **线形动物**　24. **软体动物**
25. **环节动物**　26. **节肢动物**　27. **棘皮动物**　28. **脊椎动物**



图绪-4　魏泰克的五界系统图(1969)(自梁家骥、汪劲武)

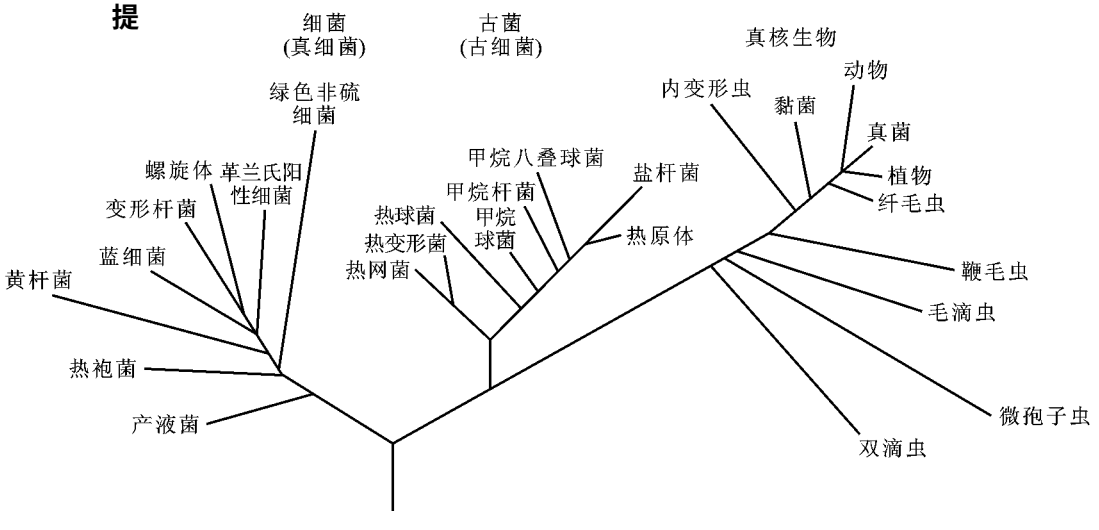
1. **细菌**　2. **蓝藻**　3. **裸藻**　4. **金藻**　5. **甲藻**　6. **红藻**　7. **褐藻**　8. **绿藻**　9. **轮藻**　10. **苔藓植物**
11. **维管植物**　12. **卵菌**　13. **黏菌**　14. **集胞黏菌**　15. **网黏菌**　16. **壶菌**　17. **接合菌**　18. **子囊菌**
19. **担子菌**　20. **丝壶菌**　21. **根肿菌**　22. **孢子虫**　23. **丝孢虫**　24. **动鞭毛虫**　25. **肉足虫**　26. **纤毛虫**
27. **海绵动物**　28. **中生动物**　29. **腔肠动物**　30. **扁形动物**　31. **线形动物**　32. **有触手类**
33. **毛颚动物**　34. **棘皮动物**　35. **环节动物**　36. **软体动物**　37. **节肢动物**　38. **脊索动物**

年卡瓦勒-史密斯(T. Cavalier-Smith)提出生物分界的八界系统,他们将原核生物

分成古细菌界和真细菌界(Eubacteria)两界,把真核生物分成古真核生物超界和后真核生物超界(Metakaryota)。前一超界仅有 1 个古真核生物界(Archezoa),后一超界有原生动物界、藻界[Chromista,其中包括隐藻(Cryptophyta)和有色藻(Chromophyta)两个亚界]、植物界、真菌界和动物界。

五、三域系统

上述的各种生物分界系统虽然各有不同,但其依据主要为营养方式、形态和细胞结构。20 世纪 70 年代末以来,分子生物学的研究与发展对上述的分界系统提出了挑战。如伍斯(C. R. Woese)等人对 60 多株细菌的 16 S rRNA 序列进行比较后发现产甲烷细菌完全没有作为细菌特征的那些序列,于是提出了"古细菌"的生命形式。随后,他又对大量的原核和真核菌株进行了 16 S 类 rRNA 序列的测定和比较分析,发现极端嗜盐菌和极端嗜酸嗜热菌和甲烷细菌一样,它们的序列特征既不同于其他细菌,也不同于真核生物的序列特征,它们之间则具有许多共同的序列特征。这样,他就提出将生物分为三界,即后来改为三域理论,即古细菌(Archaebacteria),真细菌(Eubacteria)和真核生物(Eukaryotes)三个域。1990 年,他为了避免人们把古细菌也看作是细菌的一类,又将其改称为细菌(Bacteria)、古菌(Archaea)和真核生物(Eukaryotes)。早在 1981 年伍斯等人就根据某些代表生物的 16 S rRNA(或 18 S rRNA)的序列比较,首次提出了一个涵盖整个生命界的生命系统树,后来,又进行了多次修改和补充(图绪-5)。该系统树图的根部代表地球上最早出现的生命,它们是现代生物的共同祖先。rRNA 序列分析表明,最初先分成两支:一支发展为现今的真细菌;另一支发展为古菌-真核生物。后来,古菌(古细菌)和真核生物分化产生两个谱系。该系统树还表明古菌和真核生物为"姊妹群",它们之间的关系比它们和真细菌之间的关系更密切。伍斯的三域生物系统提



图绪-5 三域系统和生命系统树图(自 Olsen 和 Woese,1993)

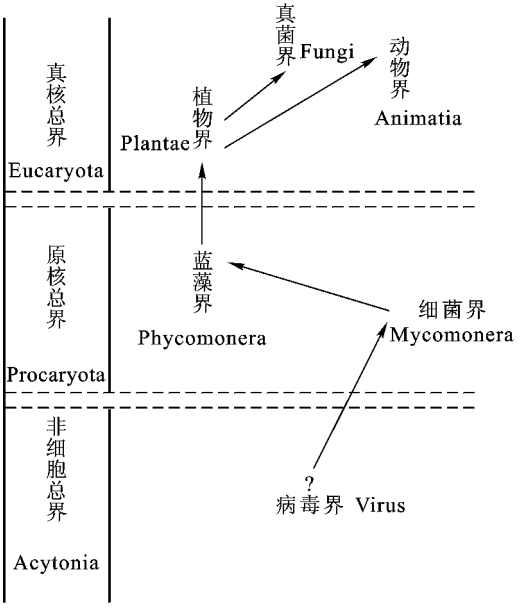
出后,在国际上引起了极大的影响和关注,人们对 rRNA 序列继续进行了广泛的测定与比较。同时,还结合研究了包括表型特征在内的其他特征,这些特征的研究结果也在一定程度上支持伍斯三域生物系统的划分。三域理论的建立和发展,不仅从分子水平上对生物分界的划分进行了新的探讨,而且对于研究生命的起源和生物的进化也具有重要科学价值。当然,该理论也需要进一步和更全面地进行长期的探讨,并接受更多的检验。

六、中国学者对生物分界的意见

中国学者对于生物分界也提出了许多意见,如邓叔群 1966 年曾主张根据生物的 3 种营养方式把生物分成为植物界(光合自养)、动物界(摄食)和真菌界(吸收)。1965 年胡先　提出将生物分为始生总界(Protobiota)和胞生总界(Cytobiota)。前者仅包括无细胞结构的病毒,后者包括细菌界、黏菌界、真菌界、植物界和动物界。他抛弃了原生生物界,并把菌类分成为 3 界。1979 年陈世骧根据生命进化的主要阶段,将生物分成为 3 个总界的五界或六界的新系统。即非细胞总界(Superkingdom Acytonia),仅为病毒 ;原核总界(Superkingdom Procaryota),包括细菌界和蓝藻界 ;真核总界(Superkingdom Eucaryota),包括植物界、真菌界和动物界(图绪-6)。王大竣等(1977)也提出了在魏泰克的五界系统的基础上增加一个病毒界的六界系统 。但目前在国内外对于病毒是否属于生物以及病毒是否比原核生物更原始尚有争议。正如陈世骧所说“ 它们是非细胞形态的生物,但不一定代表非细胞阶段的生物。”他还说明“ 在病毒起源尚难解决,病毒历史尚难总结之前,非细胞总界也可暂不设立,而把病毒寄放在细菌界内。”

从上面介绍的各国学者对生物分界的设想和意见可以看出,人们对生物的认识和研究是随着科学技术的发展而不断加深的。由于各个学者依据的标准和特征不同,所提出的生物分界系统和对植物的概念也不一样,但各自都有其优缺点,目前尚不能达到一致。近代多数学者们较一致的看法是在生物分界中主要应该依据生物的营养方式,并要考虑生物的进化水平。根据这两个主要特征,笔者认为对植物界的概念可基本概括为‘ 含有叶绿素,能进行光合作用的真核生物 ”。它们和其他生物的主要区别就是营养方式为光合自养,但又和进化水平很原始的光合自养的原核生物有区别。按照这一概念,植物界所包括的主要类群是各门真核藻类、苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物。

我们不赞成成立原生生物界,因为原生生物界太杂乱,既有光合自养的真核藻类,又有不同异养生活方式的动物和真菌,特别是把原本属于一个自然类群的藻类(如绿藻门)人为地分割开,放在两个不同的界中。所以,这不是很科学的。至于有人把所有的真核藻类都归入原生生物界的意见,我们更认为是不妥当的。我们相信,随着科学技术的进一步发展和多学科的深入研究,人们对生物分界的认识将会不断地加深,生物分界的原则和依据将会更加科学。



图绪-6 陈世骧的生物分界新系统(自陈世骧等)

第三节 植物科学的研究对象和基本任务

植物科学(plant science)是研究植物的一门科学,它的研究对象是整个植物界,它的基本任务是认识和揭示植物界所存在的各种层次的生命活动的客观规律,从分子、细胞、器官到整体水平的结构与功能、生长与发育、生理与代谢、遗传与进化、分布,以及与环境相互作用等规律;揭示新原理和探索新技术,并用植物科学的理论和方法来解决人类面临的一些重大问题,如粮食短缺、能源紧张、环境污染、生态系统退化和平衡失调、生物多样性减少等;同时,还要进行植物的种类、群落、区系和应用价值等的调查、鉴定、分类和综合。因此,植物科学是由基础理论研究、应用基础研究和基本资料的调查3方面的内容组成的。由于植物科学研究的内容广泛,在植物科学的发展中又产生了多个分支学科,如植物形态学(plant morphology)、植物细胞学(plant cytology)、植物分类学(plant taxonomy)、植物生理学(plant physiology)、植物解剖学(plant anatomy)、植物生态学(plant ecology)、植物胚胎学(plant embryology),以及近年发展出来的植物生殖生物学(plant reproduction biology)等。根据1993年第15届国际植物学大会以来的学科分组情况,植物学科又分为植物系统与进化植物学(plant systematic and evolutionary botany)、结构植物学(structural botany)、代谢植物学(metabolism botany)、发育植物学(developmental botany)、植物遗传学(plant genetics)、资源植物学与植物化学、生态学与环境植物学和生物技术8个分支学科。不同的植物分支学科其研究的具体内容和层次也是

不同的,有的侧重于微观,有的侧重于宏观,而有的既包括了微观研究又包括了宏观研究,二者紧密结合。如生态学的研究就是宏观、微观结合的最明显的例子。从宏观上看生态学可以是一个区域至整个地球和生物圈,甚至到宇宙的层次。另一方面,通过生理生态、生殖生态、遗传生态等研究又进入到细胞和分子生物学的微观世界。

植物生物学是一门综合性的植物基础学科。它包括各植物分支学科的基本知识、基本内容、基本理论和基本方法。它既是学习生物学的必要基础,更是学习植物生物学各分支学科的重要基础,每一个生物学工作者都应该学习和掌握。

第四节　植物科学在自然科学和国民经济发展中的意义

植物科学是生物科学的重要组成部分,数、理、化、生、天、地 6 大领域组成了自然科学的整体。植物科学的发展不仅可以丰富生物科学的内容和推动生物科学的发展,也可影响和加速自然科学的发展和技术的进步。同时,植物科学的发展也离不开其他自然科学的发展,一些新的物理、化学的技术手段的运用常给植物科学带来革命性的变化,使植物科学的发展提高到一个新的水平。

植物科学在国民经济的发展中也具有重要意义。首先,植物科学的研究为利用植物和改造植物提供基础理论和基本知识。植物科学基础理论研究的重大突破,常可以导致农业生产的技术革新。如光合生产率理论的研究结果,创造了粮食生产中矮化密植的栽培技术,并配合品种改良、植物保护措施等,使 20 世纪中叶粮食生产大幅度增产,形成当代农业生产的基本格局,即所谓的‘绿色革命”。其次,通过对植物区系、植物资源、植被和珍稀濒危植物的调查和研究,为农业区划、工业发展和城市建设提供科学依据。植物细胞和组织培养、生物工程和分子生物学的发展,为农业上的品种改良和新品种培育开辟了新的前景;古植物学的研究,可以为找煤、石油及其他矿藏资源提供科学依据;污染生态学的研究,可筛选出对污染敏感或具较强抗性的植物,用于监测和净化环境;植物化学的研究,对开发药用资源、发展医药工业有重要的意义;植物多样性及其保护的研究,为保护人类和其他生物的生存条件,保护丰富的基因库具有深远意义。我国的植物资源极其丰富,但是我国的人口压力很大,植物科学将在 21 世纪解决粮食、燃料、环境保护、医药、生物多样性保护等重大问题上肩负重要使命。植物科学将在微观和宏观的更高层次和更高水平上探讨植物生命的奥秘和发生发展规律。植物细胞工程、基因工程等技术将在许多领域中发挥作用。总之,国民经济的发展离不开植物科学的发展与进步,植物科学的成果一旦转化为生产力,将为促进国民经济的发展起到巨大作用。

第五节 植物科学的发展简史和当代植物科学的发展趋势

植物科学同其他科学一样,有一个发生和发展的过程。回顾植物科学的发展史,可以大体分为描述植物学、实验植物学和现代植物学 3 个主要时期。各时期的主要成就和特点简介如下。

一、描述植物学时期

植物科学的创立和发展是和人类对植物的利用程度密不可分的。自从人类有了利用植物的活动,也就有了植物科学知识的萌芽。例如在中国、瑞士等国新石器时代人类的居室里就发现了小麦、大麦、粟、豌豆等多种植物的种子。随着人类生产实践活动的发展,积累的植物学知识不断增多,有关植物学的著作也不断问世,植物学的奠基著作一般认为是希腊的特奥弗拉斯托(Theophrastus,约公元前 371—286)所著的《植物的历史》(Historia Plantanum)和《植物本原》(De Causis Plantanum)两本书,这两本书中记载了 500 多种植物。意大利的塞萨平诺(A. Caesalpino,1519—1603)根据植物的习性、形态、花和营养器官等性状对植物进行分类,在《植物》一书中记述了 1 500 种植物。瑞士的鲍欣(G. Bauhin,1560—1624)出版了《植物界纵览》一书,并用属和种进行分类,在属名后接‘ 种加词 ’来命名植物。1672 年英国的格鲁(N. Grew,1641—1712)出版了《植物解剖学》一书。1677 年荷兰的列文·虎克(A. von Leeuwen Hoek,1632—1723)用自制的显微镜进行了广泛的生物观察。1690 年英国的雷(J. Ray,1627—1705)首次给物种下定义,依据花和营养器官的性状进行分类,并用一个分类系统处理了 18 000 种植物。在这一历史时期内,农业和林业生产也有了很大发展。即使是在黑暗的宗教统治下,农业技术也发展很快。

总之,从特奥弗拉斯托到 17 世纪近 2 000 年的时间内,植物科学从创始到不断地积累和发展,其研究的内容主要是认识和描述植物,积累植物学的基本资料和发展栽培植物。这个时期植物学的特点主要是采用描述和比较的方法,对植物界的各种类型加以区别,确定这些类别的界限。同时,形成了重要栽培植物的农业格局,形成了粮食作物、药用植物、果树、花卉、蔬菜及各种经济作物的栽培,林业经营和牧场管理等生产体系。植物学对这一历史时期的农业发展作出了重要贡献。

二、实验植物学时期

从 18 世纪至 20 世纪初的 100 多年为实验植物学时期。18 世纪早、中期,植物

学主要还是继续记述新发现的植物种类和建立植物的分类系统，其主要成就是林奈于 1735 年出版的《自然系统》一书，在这本书中，林奈把自然界分成植物界、动物界和矿物界，并将动物和植物按纲、目、属、种、变种 5 个等级归类，特别是他在 1753 年发表的《植物种志》中对 7 300 种植物正式使用了双名法进行命名。18 世纪后半叶以后取得了许多重要的实验植物学的成就，如瑞士的塞内比尔（J. Senebier，1742—1809）证明光合作用需要 CO_2。瑞士的索绪尔（N. T. de Saussure，1767—1845）于 1804 年指出绿色植物可以阳光为能量，利用 CO_2 和水为原料，形成有机物和放出氧气。英国的布朗（R. Brown，1773—1858）于 1831 年在兰科植物细胞中发现了细胞核。德国的施莱登（M. Schleiden，1804—1881）于 1838 年发表了《植物发生论》，他指出细胞是植物的结构单位。德国的施旺（J. Schwann，1810—1882）于 1839 年出版了《关于动植物的结构和生长一致性的显微研究》，与施莱登共同建立了细胞学说。德国化学家李比希（J. von Liebig，1803—1873）于 1843 年出版了《化学在农业和生理学上的应用》，创立了植物的矿质营养学说。

特别要指出的是，1859 年英国伟大的自然科学家达尔文（C. Darwin，1809—1882）发表的《物种起源》和后来的其他著作，创立了进化论，批判了神创论。他把整个生物界看作是一个自然进化的谱系，直接推动了 19 世纪植物分类学的发展，使植物分类学开始建立在科学的、反映植物界进化的真实情况的系统发育的基础上，进一步完善了植物界大类群的划分，并促使独立形成了真菌学、藻类学、地衣学、苔藓植物学、蕨类植物学和种子植物分类学等各分支学科。

19 世纪能量守恒定律的发现，进一步促进了植物生理学去研究植物生命活动中的能量关系、呼吸作用、光合作用、矿质营养和水分的运输等重大问题。这些原理在农业上的应用也获得了显著的效果。

农业上的育种实践、植物受精生理学说的建立使植物遗传学得到了迅速的发展。1866 年孟德尔（G. Mendel，1822—1884）的《植物杂交试验》揭示了植物遗传的基本规律。约翰逊（W. L. Johannsen，1875—1927）阐明了纯系学说。德弗里斯（H. De Vries，1848—1935）提出了突变论。特别是美国的摩尔根（T. H. Morgan，1866—1945）于 1926 年在《基因论》这本书中总结了当时的遗传学成就，完成了遗传学理论体系。与此同时，植物生态学也得到了迅速发展。

总之，植物学经过 18 世纪特别是 19 世纪和 20 世纪初期的发展，已由描述植物学时期发展到主要以实验方法了解植物生命活动过程。植物学已形成了包括植物形态学、植物解剖学、植物分类学、植物生理学、植物生态学等许多分支学科的科学体系。同时，植物学在这一时期对现代农业体系的形成也作出了重要贡献，促使农业生产技术发生了根本性变化，推动了以品种改良、高产栽培、大量使用农药和化肥以及机械化为标志的现代农业体系的形成。这是实验植物学时期对生产实践所起的显著作用。

应该指出，这一时期植物科学的发展是和 19 世纪的三大发现（进化论、细胞学说、能量守恒定律）有密切关系的。显微镜和实验技术的发展，对植物科学的发

展起了极其重要的作用。

三、现代植物学时期

从 20 世纪初至今为现代植物学时期。19 世纪科学技术的迅速发展,为 20 世纪植物科学的巨大变革创造了条件。许多生命过程所显示的运动形式得到了解释,特别是确定了 DNA 为遗传的物质基础,并阐明了 DNA 的双螺旋结构之后,分子遗传学带动了植物学和整个生物学的迅速发展。这一时期的最大特点就是应用先进技术从分子水平上去研究生命现象。所以,这一时期可以概括为分子生物学的时期(植物科学,1993)。近 30 多年来,分子生物学和近代技术科学,以及数学、物理学、化学的新概念和新技术被引入到植物学领域,植物学科在微观和宏观的研究上均取得了突出成就,无论在研究的深度和广度上都达到了一个新的水平。如在微观的研究上对模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)的分子生物学的研究,已使植物发育生物学的研究面貌一新,特别是一系列调控基因的发现与克隆,为了解植物发育过程及其调控机理增加了大量新知识。如利用拟南芥已分离到多种影响开花时间的突变体,其中一些基因促进开花,包括 *CONSTANS*(*CO*),*LUMINIDEPENDENS*(*LD*),*FCA*,*ELF* 等;另有一些基因则抑制开花,如 *EMF1* 等。近年来在植物发育分子生物学研究中取得的重大突破之一,就是有关花发育中调控各类花器官形成的器官特征基因(organ identify gene)的克隆及其功能分析。在植物生殖生物学的研究上也取得了重大进展,如配子识别、配子分离、配子融合和人工培养合子等均获成功,已可在离体条件下观察受精过程中的变化。同时,在宏观的研究上,如生态学、植物(生物)多样性的研究等领域也取得了重大进展。总之,近 30 多年来,特别是近 20 多年来植物科学发展迅速,其中对植物科学发展影响最大、最深刻的就是分子生物学及其技术。这是现代植物学时期的一个明显特点。植物科学在一些研究领域取得了突破性成果,每年发表的论文均达数万篇。

进入 21 世纪,现代植物科学的发展更加突飞猛进,其发展趋势可能表现在以下 3 个方面:

首先,现代植物科学的发展已经进入到两极分化与趋同性的阶段,一方面是在微观领域进一步探索生物分子水平的结构、过程与机理,以揭示生物界的高度的同一性;另一方面在宏观领域继续在生物圈的水平上发展对大气圈、水圈、岩石圈相互作用的认识,而且还将会跨出地球,进入外层空间,研究宇宙射线作用与无重力世界中的生命行为。上述两方面(两极)的研究与发展又相互融合。在这种分化与融合的过程中会进一步深化人类对植物界的复杂性、多样性与同一性的认识,将会大大丰富植物科学的内容,而且还会产生一系列新的分支学科,形成现代植物科学的体系。

第二,植物学科中传统的各分支学科彼此交叉渗透,各分支学科间的界限逐渐淡化,而且植物科学也与其他生物学科、非生物学科间进行交叉渗透和相互影响、

相互推动。植物科学将在这种广泛的交叉渗透中得到更大的发展。

第三，植物科学的研究（包括微观领域和宏观领域）和所获得的成果将会和解决人类面临的人口增长、粮食和能源短缺、环境污染、生物多样性减少、人类和其他生物生存环境日益恶化等重大问题更密切地相联系，并在解决这些重大问题中发挥作用。

四、中国植物科学发展的简要回顾

中国古代植物科学的成就辉煌，特别是公元前到公元 5～6 世纪有许多植物科学的巨著产生，在国际上影响很大。如起草于东汉，成书于西汉的《神农本草经》是世界上最早的本草学著作，其中记述了植物性药物 252 种；北魏贾思勰的《齐民要术》（约成书于公元 533～544），总结了秦汉以来中国黄河中下游的农业生产经验；明代李时珍（1518—1593）的《本草纲目》记述了1 892种药物，其中各类植物1 195种。但是由于 19 世纪中叶以后中国逐步沦为殖民地和半殖民地，植物科学受到严重影响，近代中国的植物科学主要是由西方引入，可以由 1858 年李善兰（1811—1882）和英国人韦廉臣（1829—1890）合编出版的《植物学》作为起点。20 世纪初至 30 年代，从西方和日本留学回国的一些植物学家开展了本国植物学的研究和教育工作，他们和最早的一批学生成为我国植物学的奠基人，如钟观光、钱崇澍、戴芳澜、胡先　、李继侗、罗宗洛、秦仁昌等。1923 年邹秉文、胡先　、钱崇澍编著了《高等植物学》，1937 年陈嵘出版了《中国树木分类学》等。发展最快的为植物分类学，随之植物生理学、植物形态学、藻类学、真菌学、生态学和细胞学等也发展起来。至 1937 年抗日战争前，我国已成立了中央研究院植物研究所、静生生物调查所、北平研究院植物研究所、中山大学农林植物研究所等科研单位。还建设了中山植物园、庐山植物园等植物园，全国各重点高校也设置了植物学课程。中华人民共和国成立之后，中国植物科学发展迅速，已形成分支学科齐全的科研和教学体系，包括植物生理学、植物分类学、植物化学与植物资源、植物生态学、植物组织培养、植物形态解剖学、植物细胞学、植物胚胎学、古植物学与孢粉学等。编著了《中国植物志》（含 80 卷 125 册，至 2003 年底已出版了 124 卷册），同时，于 1988 年开始中美合作撰写英文版 Flora of China。编写出版了 7 册《中国高等植物图鉴》。自 1999 年以来，又计划出版《中国高等植物》13 卷，至 2003 年已出版了 6 卷。《中国孢子植物志》的编写工作也在有计划地进行，包括《中国海藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》和《中国苔藓植物志》，现在已出版了 10 余卷。还有各省市的植物志和各类植物属志多种。出版了 1∶400 万的《中华人民共和国植被图》、《新华本草纲要》（3 册）、《中国本草图录》（10 卷）、《中国植物红皮书·稀有濒危植物》等。

我国植物科学某些学科在基础理论的研究上也取得了一批高水平的成果，如呼吸代谢的调节与控制，光合膜的结构与功能分配及其转化效率，生物固氮的化学、生物化学和分子生物学的系统研究。固氮酶的化学模型、固氮基因的精细结构及其调节等已达到世界先进水平。近 30 年来在应用新技术研究被子植物生殖系

统的结构与功能方面作出了有重要意义的工作,如精细胞和雄性生殖单位,卵和雌性生殖单位 ;生殖系统中传递细胞的分布,生殖系统的细胞骨架等。在实验胚胎学方面首次诱导外植体直接再生大量雄蕊和胚珠获得成功,已经可以通过离体培养诱导外植体再生小穗、花芽、花瓣、雄蕊、胚珠、花柱和柱头。还成功地从游离花粉中培养出再生植株。植物组织培养和细胞培养工作也取得了很大发展,已培养出小麦、甘蔗、橡胶树等数十种农作物和经济植物的花粉植株。先后诱导培养出小麦、水稻、玉米等未传粉子房单倍体植株。现在全世界从胚乳培养成功获得植株的十几种植物中,大多数为我国工作者所研究。在柚、水稻、中华猕猴桃和枸杞中得到了真正的三倍体植株。已将 700 种以上植物的茎尖和愈伤组织培养成再生植株,并建立起果、林和花卉等快速繁殖生产体系。利用原生质体及培养细胞获得了一批转基因植物。

中国已建立了 100 多个植物园、树木园和药草园。大多数植物园收集了 2000 ~ 3000 种植物,是植物引种、驯化和保护珍稀濒危植物的基地。

中国植物科学工作者还参加了国家一些重大经济建设项目,如参加中科院组织的黄河中游水土保持、西北 6 省区治沙、神农架植物资源等各种大型考察。参加“ 黄淮海平原中低产地区综合治理研究 ”、“ 黄土高原综合治理 ”等多项国家科技攻关课题,为国家经济建设作出了重大贡献。

总之,中国植物科学在近 50 年来取得了巨大成就,为今后进一步的发展奠定了良好的基础。正在逐步缩小和国际先进水平的差距,某些分支学科已达国际水平,甚至还占有一定的优势。但总的来说研究水平同国际上相比还有差距,实验技术还比较落后。这些问题都影响到中国植物科学的发展。

第六节 学习植物生物学的要求和方法

植物生物学是一门基础课,因此,学习本课程的基本要求就是扎扎实实地掌握植物科学的基本知识、基本理论,既要了解植物科学的过去和现在,又要了解植物科学的发展趋势,还要了解植物科学和其他科学技术的关系,以及植物和植物科学在自然界、在人类社会的生存和发展中的重要意义。

学好本门课程需要注意以下几点:

首先,必须认真阅读教材,认真了解教材的基本内容,掌握植物科学的基本知识和基本理论。

第二,必须注意辩证思维,把握知识间的内在联系。如形态结构与生理功能的关系、形态结构与生态环境的关系、个体发育和系统发育的关系、遗传与变异的关系、共性和个性的关系、多样性的保护和资源的利用的关系、基础知识与应用的关系等。一定要防止死板的、孤立的和片面的思维方式。

第三,要注意了解新成就、新动向、新发展。因为植物科学总是在发展中的,尤其是现在,每年都有许多新的发现和新的进展,一定要注意知识更新。本教材中的

知识“窗口”具有很好的引导和启发作用。要学会和经常查阅国内外重要的植物科学的期刊和参考书，以了解植物科学的新信息和新进展，并可以围绕某个植物学科中的问题进行学术讨论，也可以请有关的专家作学术报告。

第四，加强理论联系实际，一方面认真作好实验和植物野外实习，以验证和观察植物科学中的一些基本规律、生命活动和多样性等；另一方面，注意观察和联系生活实际、生产实际，试以植物科学的基本知识和基本理论来解释生活和生产实际中的问题。特别是可以根据学校的实际条件，在教师的指导下开展一些探究性的试验或科研课题研究。这样，不仅可以培养运用所学习的知识去分析和解决问题的能力，而且还可以学习科学研究的方法，培养科学思想和科学态度，激发进一步探讨植物科学中未知世界的欲望和兴趣。

思考与探索

1. 从人们对生物分界的认识和发展过程，你怎样理解植物界的概念？你对生物分界的几个有代表性的系统有何见解？
2. 怎样充分认识植物在自然界和人类生活以及生态建设中的地位和作用？怎样认识和评价以绿色植物为主体的生态系统的功能和经济效益？
3. 了解植物科学史有何重要意义？从植物科学发展史的简要介绍中，你对影响和促进植物科学发展的主要因素有何分析？植物科学在人类社会经济发展中有何重要贡献？怎样认识当代植物科学发展的主要趋势？它和解决当代人类面临的粮食、能源、污染等重大问题有何关系？
4. 你对学习和学好植物生物学有何打算？

第一章

植物细胞与组织

提 要 细胞是生物体结构和生命活动的基本单位。本章介绍了植物细胞的结构、功能，细胞的生长与繁殖，细胞的代谢与信号转导，以及细胞的分化。论述了种子植物组织的主要类型、结构和功能。还以“窗口”的形式介绍了“植物细胞的全能性”。本章是学习植物生物学和其他生命科学的重要基础。

无论是高大的乔木、低矮的草本植物还是微小的单细胞藻类植物都是由细胞组成的，细胞是生命活动的基本单位，植物的一切生命活动，都发生在细胞中。

细胞微小，须借助于显微镜观察。16 世纪末 17 世纪初发明了显微镜，人们才开始了对微观世界的探索。1665 年，英国人胡克（R. Hooke，1635—1703）用自制的显微镜观察切成薄片的软木，发现软木有许多排列紧密的蜂窝状小室，他称之为“细胞”（cell）。荷兰人列文·虎克首次发现了细菌及污水中其他许多微小的生物。从此，人类打开了从微观领域认识生命世界的大门。

19 世纪，人们认识到细胞中更重要的生活内容物，观察到细胞质、细胞核及核仁等结构，并认识到在植物细胞中细胞核有重要的调节作用。在不断认识细胞的基础上，德国植物学家施莱登（1838）《植物发生论》一文中指出细胞是一切植物结构的基本单位。1839 年，另一位德国动物学家施旺在《关于动植物的结构和生长一致性的显微研究》一文中指出动物及植物结构的基本单位都是细胞。他们的观点就是被恩格斯称为 19 世纪自然科学的三大发现之一的“细胞学说”（cell theory）。此后，细胞学说进一步发展，德国医生和细胞学家 Virchow（1858）指出“细胞来自于细胞”。Weismann（1880）更进一步指出，现在所有的细胞都可以追溯到远古时代的一个共同祖先，即细胞是进化而来的。至此，完整的细胞学说形成了，这一学说阐明了生命活动基本单位是细胞，指出了动物、植物在细胞水平上的统一性，还提出现在的细胞是通过分裂产生的，不能从无生命的物质自然发生。

20 世纪初，细胞的主要结构在光学显微镜下都已被发现，对细胞的研究工作主要集中在形态的描述，包括对细胞有丝分裂、减数分裂、受精以及细胞的分化过程等广泛和深入的认识。20 世纪 50 年代以后，电子显微镜技术、同位素示踪、超速

离心等生物化学的研究方法的应用使人们逐渐认识了细胞各部分的结构和功能。近年来，从分子水平上深入地认识细胞的生命活动及其调控，拓宽了细胞学的研究深度和广度。在细胞水平与分子水平上的研究成果有力地推动了植物科学的发展。

第一节　植物细胞的形态与结构

一、植物细胞的形状与大小

单细胞的植物如小球藻、衣藻等的细胞因处于游离状态，呈球形或近球形。多细胞植物的细胞形状比较复杂，特别是最高等的种子植物，细胞有不同的形状，与其功能相适应（图 1－1）。种子植物根、茎顶端的分生组织细胞排列紧密，彼此挤

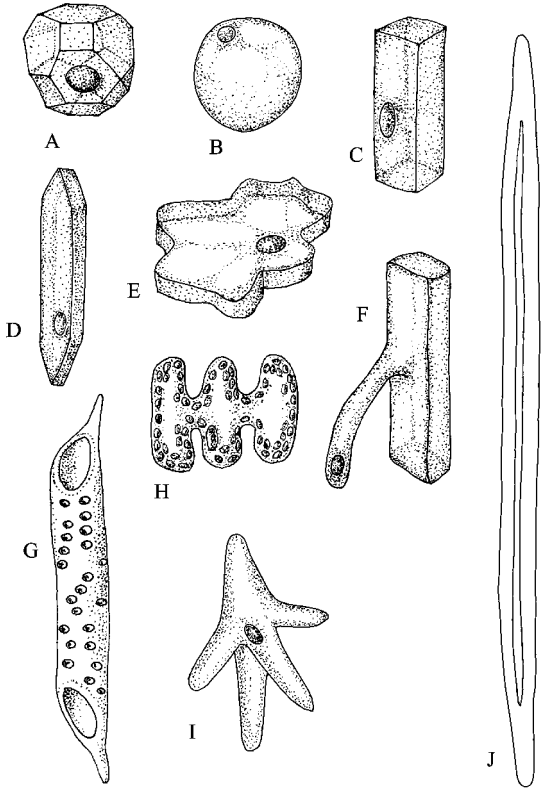


图 1－1　种子植物各种形状的细胞的示意图

A. 十四面体的细胞　B. 球形的果肉细胞　C. 长方形的木薄壁细胞
D. 纺锤形细胞　E. 扁平的表皮细胞　F. 根毛细胞　G. 管状的导管分子
H. 波状的小麦叶肉细胞　I. 星状细胞　J. 细长的纤维

压,细胞呈多面体形,据力学计算和实验,它们应呈十四面体形状;高等植物的根、茎等器官中执行输导功能的细胞,如输导有机物的筛管,是长的柱状细胞;覆盖体表的表皮细胞是扁平的,其侧面观是长方形的,表面观形状不规则,许多这样的细胞彼此嵌合形成表皮,不易被拉破。

细胞一般都很小,一般植物细胞的直径约几十微米。在植物体内,不同部位的细胞大小有所不同,如根茎顶端的分生组织细胞较小,而具贮藏功能的果肉细胞较大,如成熟的西瓜(*Citrullus lanatus*)果实和番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实的果肉中有亮晶晶小颗粒,用放大镜就可看到这些圆粒状的细胞。植物体中起支持作用的纤维细胞形状细长,如在苎麻属(*Boehmeria*)中,纤维细胞长可达 550 mm。

细胞体积小的原因是小物体的相对表面积较大,图 1-2 说明了这一原理。细胞与外界的物质交换是通过表面进行的,如若细胞很大,相对表面积太小,这些任务就难以完成。细胞内部有着复杂的结构,有序地进行各种生物化学反应,细胞核、细胞质及各种细胞器相互配合完成各种功能,如果细胞体积过大,细胞内部的物质运输、信息传递等都会变得困难起来。

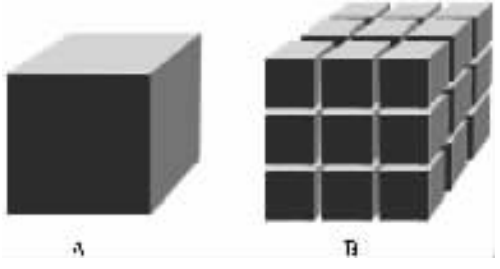


图 1-2 体积与面积的关系

A. 边长为 $3N$ 的 1 个立方体,表面积为 $54N$,体积为 $27N$

B. 边长为 $1N$ 的 27 个立方体,表面积为 $162N$,体积为 $27N$

二、植物细胞的基本结构

植物细胞属真核细胞(eukaryotic cell),由细胞壁(cell wall)和原生质体(protoplast)组成,原生质体是指细胞中有生命活动的物质,包括细胞膜、细胞质(cytoplasm)、细胞核(nucleus)等结构。组成原生质体的物质称为原生质(protoplasm),由水、无机盐等无机物及糖类、蛋白质、脂质、核酸、维生素等有机物组成。植物细胞中还常有一些贮藏物质或代谢产物,称后含物(ergastic substance)。

用光学显微镜可以观察到植物细胞的细胞壁、细胞质、细胞核、液泡(vacuole)等结构。细胞质中的质体易于观察;用一定的方法制备样品,还能在光学显微镜下观察到高尔基体(Golgi body,Golgi apparatus)、线粒体(mitochondrion)等细胞器。这些可在光学显微镜下观察到的细胞结构称为显微结构(microscopic structure)。受照明光的波长限制,用光学显微镜无法观察小于 0.2 μm 的结构。电子显微镜

用在真空中加速的电子束代替可见光来“照明”，分辨力大大提高，电子显微镜下细胞内的精细结构称为亚显微结构（submicroscopic structure）或超微结构（ultrastructure）（图 1－3，图 1－4）。

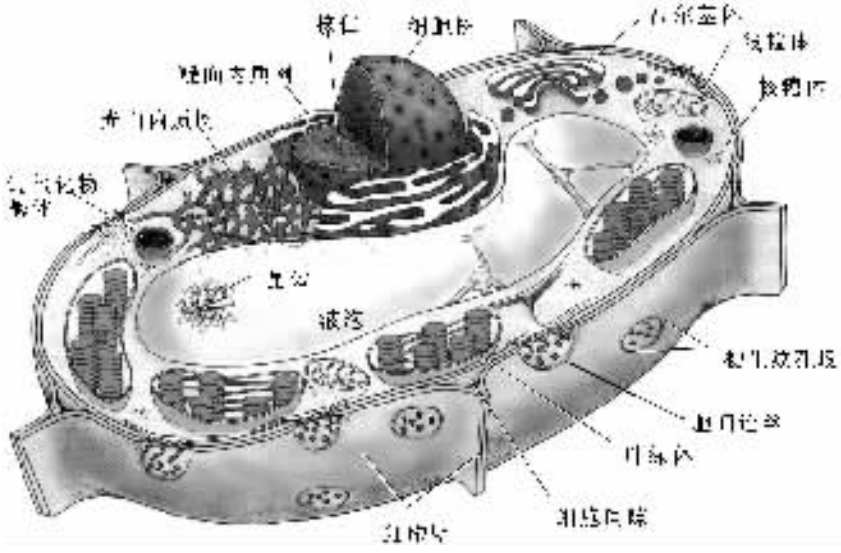


图 1－3　植物细胞结构图解（自 Raven 改绘）

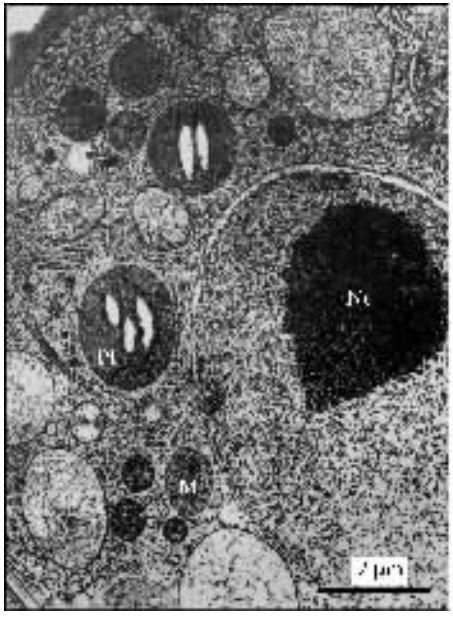


图 1－4　植物细胞的亚显微结构（自祝健）

Pl. 质体　M. 线粒体　Nu. 细胞核

三、原生质体

细胞内有生命活动的物质称之为原生质体。新陈代谢活动发生在植物细胞的原生质体之中,其结构与功能分述如下。

(一) 质膜

在电子显微镜下可见原生质体的表面有膜包围,称为质膜(plasma membrane)或细胞膜(cell membrane),也称外周膜,其厚度约为 7.5 nm。在真核细胞内部也有十分复杂的膜结构,称为内膜,这些膜的厚度约 7 ~ 8 nm,在光学显微镜下不可见。质膜和内膜总称为生物膜。

1. 质膜的结构

质膜主要由脂质和蛋白质分子组成。用电子显微镜高倍放大可见膜显现了“暗—明—暗”三条带的结构,因此有人提出单位膜的概念。20 世纪 70 年代对膜的结构研究又提出了流动镶嵌模型。这一模型较好地解释了膜的各种成分是如何组合装配成质膜,并完成其功能的(图 1-7)。

(1) 脂双层 质膜的骨架是磷脂(phospholipid)类物质,最简单的一种磷脂由 1 分子甘油和 2 分子脂肪酸组成。甘油中另一个 α-羟基是和磷酸结合的(图 1-5),形成了磷脂分子的亲水的头部,而脂肪酸链构成了磷脂分子疏水的尾部。

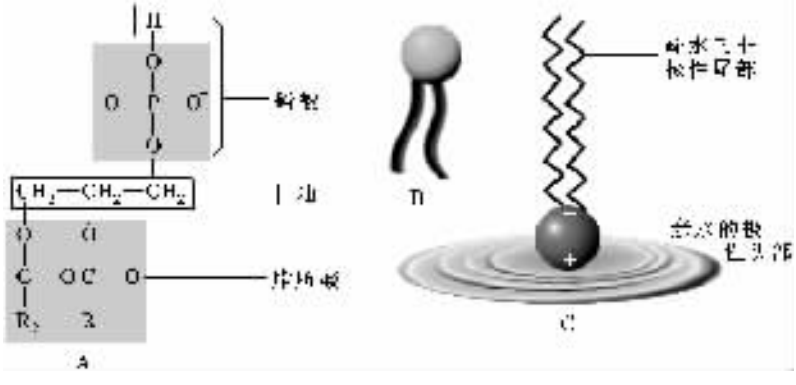


图 1-5 磷脂示意图

A. 磷脂酸分子结构式 B. 磷脂分子模型 C. 磷脂分子的性质

磷脂分子的结构决定了其特殊的性质 如果将磷脂放在水面上,每一磷脂分子都将以亲水的头部和水面相接,立于水面,形成单分子层。如将磷脂放入水中,磷脂分子则会排列成单分子层的微团,各分子的极性头部与水接融,非极性的疏水尾部藏于微团内部。如在水中置一具有孔的隔膜,磷脂分子能在隔膜小孔处形成双分子层(图 1-6),亲水的极性头部位于双分子层的外表,两层磷脂的疏水的尾部相对藏在内面,所组成的双分子层,也称脂双层(lipid bilayer)。脂质占膜质量的 40%

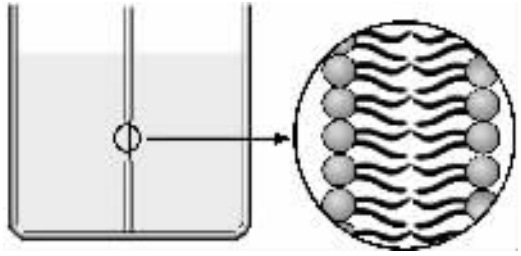


图 1－6　磷脂分子在隔膜上能形成双分子层

～50%，面积为 $1\mu m^2$ 的质膜中约含有 5×10^6 个脂分子。脂双层疏水的脂肪酸链有屏障作用，使膜两侧的水溶性物质（包括离子与亲水的小分子）一般不能自由通过，这对细胞正常结构和细胞内环境的稳定是很重要的。

（2）膜蛋白　细胞膜还含有许多蛋白质。功能复杂的膜，蛋白质含量较高。在一般质膜中，蛋白质约占膜质量的 50%。有些蛋白分布在膜的内外表面，是水溶性的，还有些蛋白程度不同地嵌入脂双层的内部，多横跨全膜，以疏水部分与脂双层形成共价的结合。这些蛋白大多是以两端极性的部分暴露于膜表面。也有些蛋白一端疏水，插入脂双层中，另一端亲水，暴露于膜外（图 1－7）。膜的许多重要功能是由蛋白质分子来执行的。有些膜蛋白可作为‘ 载体 ’将物质带入或带出细胞，有的本身就是酶，还有的是某些有生物学活性物质的受体。

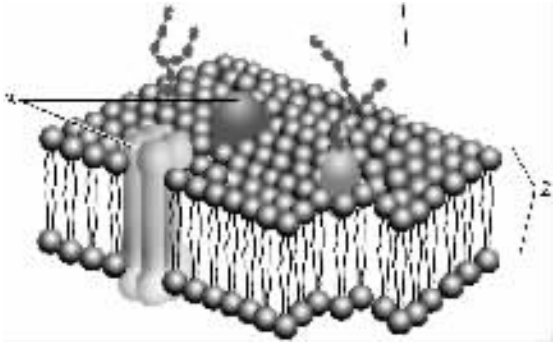


图 1－7　质膜结构模型

1. 膜糖与蛋白质或脂质分子结合　2. 磷脂分子亲水的头部向外，疏水的尾部向内排成双层　3. 蛋白质不同程度地嵌入脂双层中

（3）膜糖　除了脂质和蛋白质以外，质膜的表面还有糖类分子称膜糖（图 1－7）。膜糖是由葡萄糖、半乳糖等 9 种单糖连成的寡糖链。膜糖大多和蛋白质分子相结合成为糖蛋白，也可和脂质分子结合而成糖脂。糖蛋白与细胞识别现象有关。

（4）细胞膜的流动性　最初是通过人鼠细胞融合实验认识到细胞膜的流动性的。1970 年，在诱导人和鼠细胞融合时，用两种不同的荧光抗体处理细胞，分别标记两种细胞的表面抗原（蛋白质）。荧光显微镜观察发现，细胞融合开始时，人和

鼠细胞的表面抗原各自只分布在融合前各自的一端，再过一段时间，两种抗原就平均地分布在融合细胞的表面了。这说明膜蛋白是可移动的，膜具有流动性。1972 年 S. J. Singer 和 G. Nicolson 提出细胞膜结构的流动镶嵌模型（fluid mosaic model）。根据这一学说，膜是处于动态变化之中的。在动植物细胞中用多种技术手段研究，对脂质分子、蛋白质分子的运动方式有了深入的了解（图 1－8）。据近年来的研究，植物在零度以上的低温时会发生冷害，与植物细胞生物膜的流动性改变有关。

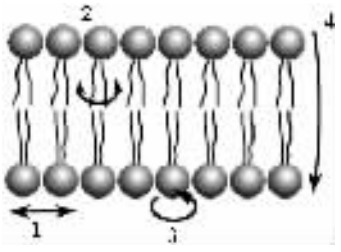


图 1－8 脂质分子的运动
1. 侧向扩散 2. 尾部摆动 3. 旋转 4. 翻转（很少发生）

2. 质膜的功能

质膜在细胞的生活中具有重要的作用。质膜位于原生质体的表面，具有选择透性，能有选择地容许物质以被动运输或主动运输等方式出入细胞，能控制细胞与外界环境之间的物质交换以维持细胞内环境的相对稳定（参见本章第二节）。此外，大多质膜上还存在激素的受体、抗原结合点以及其他有关细胞识别的位点，所以，质膜在细胞识别、细胞间的信号传递、新陈代谢的调控等过程中具有重要的作用。

（二）细胞质

细胞核以外、细胞质膜以内的原生质属细胞质（cytoplasm）。在光学显微镜下，细胞质透明、黏稠并且能流动，其中分散着多种细胞器（organelle）。

1. 细胞器

细胞器指在细胞质的基质中具有一定形态和功能，并有被膜的结构。

（1）质体 质体（plastid）是植物细胞特有的细胞器，分为叶绿体（chloroplast）、有色体（chromoplast）与白色体（leucoplast）3 种。

① 叶绿体 是光合作用的细胞器。叶绿体的形状、数目和大小随不同植物和不同细胞而异。种子植物细胞中叶绿体通常呈椭圆形，数目较多，少者 20 个，多者可达 100 多个，它们在细胞中的分布与光照有关。光照强时，叶绿体常分布在细胞外周；黑暗时，叶绿体常流向细胞内部。

叶绿体含有叶绿素和类胡萝卜素等色素，通常呈现绿色。叶绿体中的各类色素与光合作用有关，通称为光合色素（详见第四、八、九章）。

叶绿体包有两层膜。叶绿体内部是电子密度较低的基质，其间悬浮着复杂的膜系统。其中有扁平的囊，称类囊体（thylakoid），也称为光合膜（photosynthetic membrane）或称片层（lamella）。一些类囊体有规律地垛叠在一起好像一摞硬币，称为基粒（granum）。每一基粒中类囊体的数目少的不足 10 个，多的可达 50 个以上，称为基粒类囊体，也称基粒片层。各基粒之间还有埋藏于基质中的基质类囊体（stromathylakoid），也称基质片层。它们与基粒类囊体相连，各类囊体的腔彼此相通（图 1－9）。类囊体内的腔是 CO_2 转变为糖的场所。光合作用的叶绿素（chlorophyll）等光合色素和电子传递系统都位于类囊体膜上。

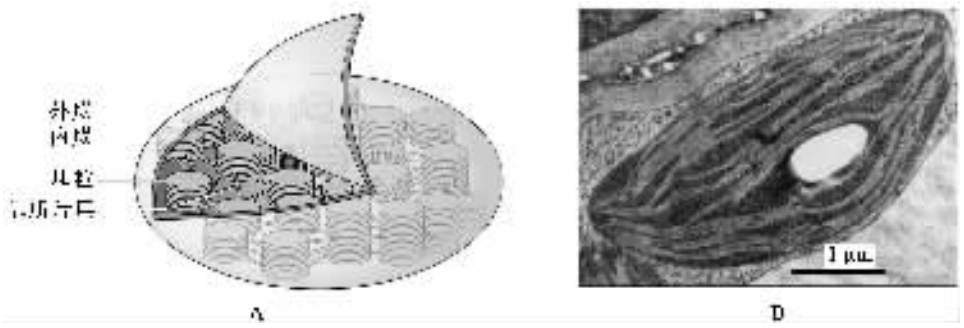


图 1－9　叶绿体

A. 叶绿体亚显微结构图解　B. 拟南芥蜜腺细胞中的叶绿体(自祝健)

叶绿体基质中有环状的双链 DNA ,称为叶绿体基因组,相对独立于染色体基因组(核基因组),编码叶绿体自身的部分蛋白质。所编码的蛋白质决定植物的某些性状或在植物生命活动中起着重要的作用,如在光合作用中起着重要作用的核酮糖－1,5－二磷酸羧化酶的 8 个大亚基由叶绿体基因组编码,而 8 个小亚基由染色体基因组编码。叶绿体基质中还具有核糖体,合成自身的蛋白质。叶绿体中的核糖体比细胞质中的核糖体小,与原核细胞的核糖体相近。常可见叶绿体基质中含有淀粉粒。

② 有色体　仅含有类胡萝卜素等色素的质体。成熟的红、黄色水果如番茄、辣椒(*Capsicum annuum*)以及秋天叶色变黄主要是因为细胞中含有这种质体。有色体中还能积累脂质。花果等因具有有色体而呈现鲜艳的红、橙色,吸引昆虫传粉,或吸引动物协助散布果实或种子。

③ 白色体　普遍存在于植物贮藏细胞中,这类质体不含色素,根据其贮藏物质的不同可分为 3 类 贮藏淀粉的称为造粉体(amyloplast),贮藏蛋白质的称为蛋白体,而贮藏脂质的称为油质体(elaioplast)。

质体是从前质体(proplastid)发育形成的。前质体是其他质体的前体,一般无色。前质体存在于茎顶端分生组织的细胞中,具双层膜,内部有少量的小泡。当叶原基分化出来时,前质体内膜向内折叠形成膜片层系统,在光下,这些片层系统继续发育,并合成叶绿素,发育成为叶绿体。如果把植株放入黑暗中,质体内部会形成一些管状的膜结构,不能合成叶绿素,成为黄化的质体。如给这些黄化的植株照光,叶绿素又能够合成,叶色转绿,片层系统也充分发育,黄化的质体转变成为叶绿体(图 1－10)。

前质体也可发育成白色体,成熟的白色体不产生色素,在光照下也不会变绿(图 1－10)。

叶绿体可以发展成为有色体。果实由绿变红(或黄)时,叶绿体就向有色体转变,基质片层与基粒片层被破坏,叶绿素被分解,质体内积累类胡萝卜素。有色体也可由前质体发育而成。

(2) 线粒体　线粒体很小,其直径约 0.5 ~ 1 μm,长约 1 ~ 2 μm。在光学显微

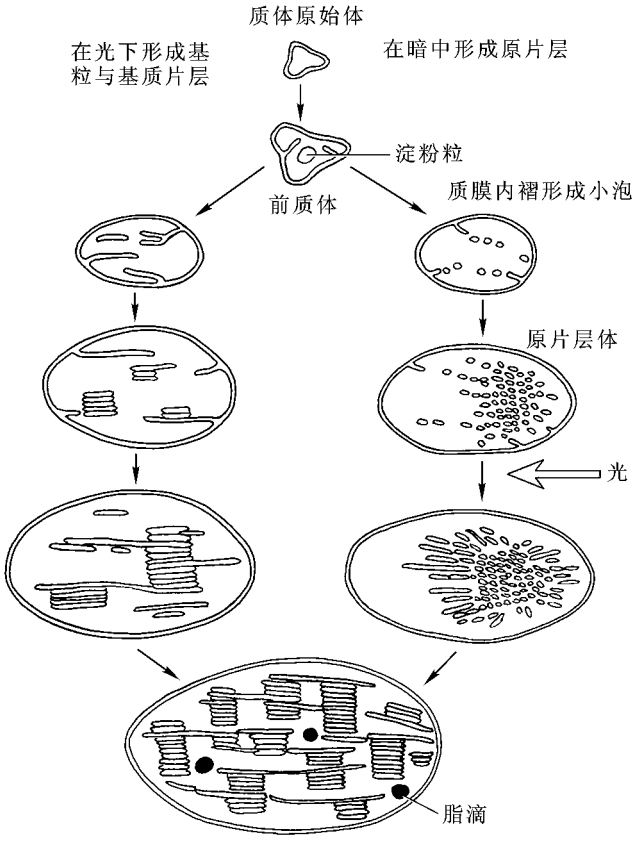


图 1－10 质体的发育途径图解(自简令成)

镜下,通常要用特殊的方法染色才能看到线粒体(mitochondrion)。线粒体呈球状、颗粒状或短杆状。线粒体的数目随不同细胞而不同。代谢活跃的细胞如分泌细胞中线粒体多,可达几百个。

在电镜下,线粒体的结构相当复杂。它是由内外两层膜包裹的囊状细胞器,囊内为基质。内外两膜间有腔。外膜平整无折叠,内膜向内折入形成嵴(cristae)。嵴的存在扩大了内膜与基质接触的表面积,内膜上分布有许多带柄的小球,称基粒,是 ATP 合成酶复合体。线粒体是细胞呼吸及能量代谢的中心,含有细胞呼吸所需要的各种酶和电子传递载体。细胞呼吸中的电子传递过程就发生在内膜的表面,而基粒则是 ATP 合成所在之处(图 1－11)。

此外,线粒体基质中还含有环状的 DNA 分子和核糖体。DNA 能指导自身部分蛋白质的合成,为线粒体基因组,所合成的蛋白质约占线粒体蛋白质的 10%,线粒体中的核糖体比细胞质中的核糖体小,参与线粒体蛋白质的合成。所以,线粒体有自己的一套遗传系统,相对独立于染色体基因组。已证实有些雄性不育植物的遗传基因就存在于线粒体上。

(3) 内质网 是细胞质内由膜组成的一系列片状的囊腔和管状的腔,彼此相

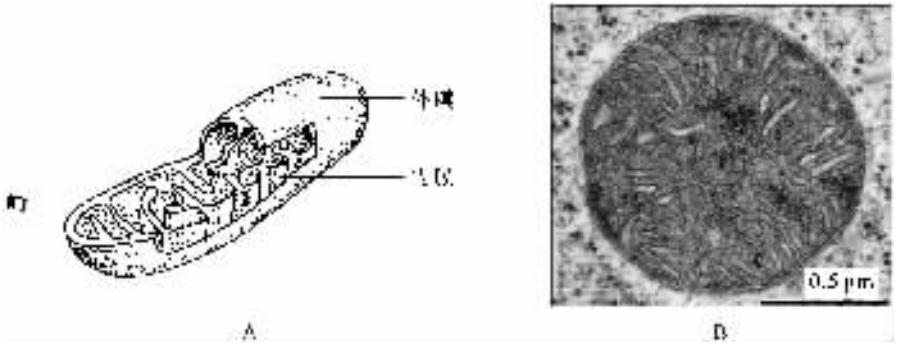


图 1－11　线粒体

A. 亚显微结构图解　B. 拟南芥蜜腺细胞中的线粒体（自祝健）

图 1－12　内质网亚显微结构

A. 地黄绒毡层细胞的光面内质网

B. 连翘（*Forsythia suspensa*）花粉母细胞中的糙面内质网（自曹雅娟）

通形成一个隔离于细胞基质的管道系统，称内质网（endoplasmic reticulum，简称ER）（图 1－12）。内质网膜可与外核膜相通，细胞核膜间腔通向内质网腔。内质网分为光面和糙面两种类型。光面内质网（smooth ER）的膜上没有核糖体颗粒。这种内质网在脂质代谢活跃的细胞中较发达，如松树树脂道的分泌细胞。糙面内质网（rough ER）膜上附有颗粒，这些颗粒是核糖体。由于核糖体是细胞合成蛋白质的场所，所以糙面内质网的功能是合成并运输蛋白质。糙面内质网上合成的蛋白质是分泌蛋白质和多种膜蛋白，在具有分泌功能的细胞中糙面内质网很发达。

光面内质网和糙面内质网是相通的，因此管腔中的蛋白质和脂质能够相遇而产生脂蛋白。管腔中的各种分泌物质都逐步被运送到光面内质网，然后内质网膜围裹这些物质，从内质网上断开而成小泡，移向下述的高尔基体，由高尔基体加工、排放。

（4）高尔基体（高尔基复合体）　这是意大利人高尔基（Camillo Golgi）于 1898 年在动物的神经细胞中用银染的方法首先观察到的，所以称为高尔基体（Golgi

body，Golgi apparatus），几乎所有动植物细胞中都具有这种细胞器（图 1－13）。高尔基体由一系列扁平的囊和小泡组成。人们对动物细胞高尔基体的功能研究较多，证实了高尔基体与内质网参与细胞的分泌活动。高尔基体是细胞分泌物最后的包装和加工场所。从内质网断下来的小泡移至高尔基体，与高尔基体融合，其中的物质经过高尔基体扁囊加工后，从扁囊上断裂下来，这些分泌小泡脱离高尔基体向细胞膜的方向移动，最终与膜融合将所含的物质排到细胞膜外。在植物细胞中，人们很早就注意到高尔基体分泌小泡与有丝分裂中细胞板的形成有关。随着研究的深入，证实了高尔基体与细胞壁形成关系密切，已证实细胞壁中的非纤维素类多糖是由高尔基体合成和运输的。在高尔基体的膜上发现了多种与多糖合成有关的酶。有证据表明，植物细胞的高尔基体与蛋白质和脂质分泌物的形成及分泌无关，与多糖类物质的形成有关。

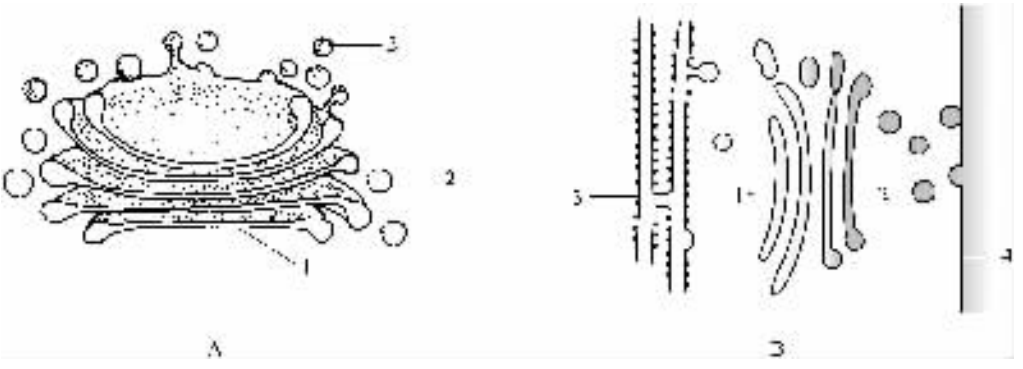


图 1－13 高尔基体的亚显微结构及功能图解

A. 高尔基体的结构图解 B. 高尔基体的分泌功能图解

1. 高尔基体的扁囊 2. 高尔基体小泡 3. 内质网 4. 细胞膜

（5）溶酶体 溶酶体（lysosome）是一些单层膜包裹的小泡，数目可多可少，大小相差较多。存在于动物、真菌和一些植物细胞中。溶酶体内含多种水解酶，如蛋白酶、酯酶、核酸酶等。可催化蛋白质、多糖、脂质以及 DNA 和 RNA 等大分子的降解，消化细胞中贮藏物质，分解细胞中受到损伤或失去功能的细胞结构的碎片，使组成这些结构的物质重新被细胞所利用。种子植物体的导管、纤维等细胞在发育成熟过程中原生质体解体消失，与溶酶体的作用有一定的关系。植物细胞中还有其他含有水解酶的细胞器，如液泡、圆球体、糊粉粒等，因此有人认为植物细胞中的溶酶体应是指能发生水解作用的所有细胞器，而不是指某一特殊的形态结构。

（6）微体（microbody）微体也是具单层膜的球状细胞器，直径 0.5 ~ 1.5 μm。有的微体内部还有含蛋白质的晶体。微体的产生与内质网有关。

用电镜的细胞化学技术检测出有些微体中含有过氧化氢酶等，被称为过氧化物酶体（peroxisome），存在于叶片的细胞中，与叶绿体、线粒体共同参与光呼吸过程（参见第四章）。过氧化物酶体的另一作用是将细胞在代谢活动中产生的有毒的过氧化物分解。

植物细胞中还有一类微体称乙醛酸循环体(glyoxysome),含有乙醛酸循环酶系,能在种子萌发时将子叶中贮藏的脂肪酸转化为糖,而动物体内脂肪中的脂肪酸通常是不能直接转化成糖的。

(7) 液泡　液泡(vacuole)由液泡膜(tonoplast,vacuole membrane)包围,液泡膜是单层膜,膜内充满了细胞液。

年幼的植物细胞与动物细胞一样,有多个的分散的小液泡,在植物细胞成长发育过程中,伴随植物细胞体积的增大,这些小液泡彼此逐渐合并、扩展,发展成数个或一个很大的中央液泡。成熟植物细胞中,液泡占据了细胞中央很大的空间,将细胞质和细胞核挤到细胞的周边(图 1－14)。

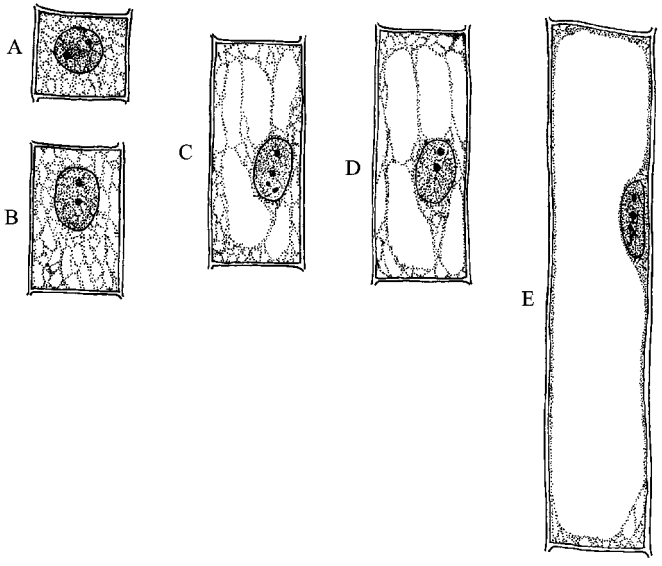


图 1－14　植物细胞的液泡及其发育

A～E. 年幼细胞到成熟的细胞,随细胞的生长,细胞中的小液泡变大,合并,最终形成一个大的中央液泡

液泡中的液体称细胞液,其中溶有多种溶质,包括无机盐、氨基酸、有机酸、糖类、生物碱、色素等等,不同植物或植物的不同组织器官其细胞液成分不同,如甜菜根的液泡中含有大量蔗糖,许多果实的液泡中含有大量的有机酸,还有生物碱等,如烟草的液泡中含有烟碱,咖啡中含有咖啡碱。植物细胞液泡中还含有多种色素,特别是花青素(anthocyanin)等,使花或植物茎叶等具有红或蓝、紫等色。有的植物液泡中所含的植物次生代谢物质能防止动物对植物的伤害,这些物质往往有一定的经济用途,如长春花碱具有抗白血病的作用。

有证据表明,液泡中还含有一些酶,如水解酶,在电子显微镜下,还常可看到液泡中有残破的线粒体、质体和内质网等细胞器,这表明液泡具有溶酶体的性质,参与细胞器等结构的更新。

液泡与植物细胞吸收水分有关(详见本章第二节)。

有些细胞液泡中含有一些晶体,如草酸钙结晶,这种液泡成为存贮细胞中代谢废物的场所,能减轻草酸对细胞的毒害。一些重金属离子被植物吸收后与某种物质结合后被贮存于液泡中。

上面阐述了几种具有单层膜的小泡和液泡,有人将其归于“液泡系(vacuome)”,溶酶体、圆球体、微体、吞噬泡、胞饮泡、糊粉粒、中央液泡等都属液泡系。

(8) 细胞骨架 现已证明,一切真核细胞中都存在着细胞骨架(cytoskeleton),细胞骨架可以使细胞形状稳定,使细胞质组织化,并且能进行细胞运动和物质运输。细胞骨架包含 3 种蛋白质纤维:微管、微丝和中间纤维。

① 微管(microtubule) 是外径约 24 nm 的中空长管状纤维(图 1-15)。是由球状的微管蛋白(tubulin)聚合组装而成。在横切面上,微管壁由 13 个亚基组成。随细胞生理状态的变化,微管蛋白可解体成 α 亚基与 β 亚基,如低温可使微管解聚。亚基也可重新组装成完整的微管。秋水仙素(colchicine)能和微管蛋白亚基结合,从而能阻止它们互相连接成微管,因而是研究微管功能的常用试剂。而另一种药物紫杉酚可以促进微管蛋白的聚合,稳定微管蛋白。

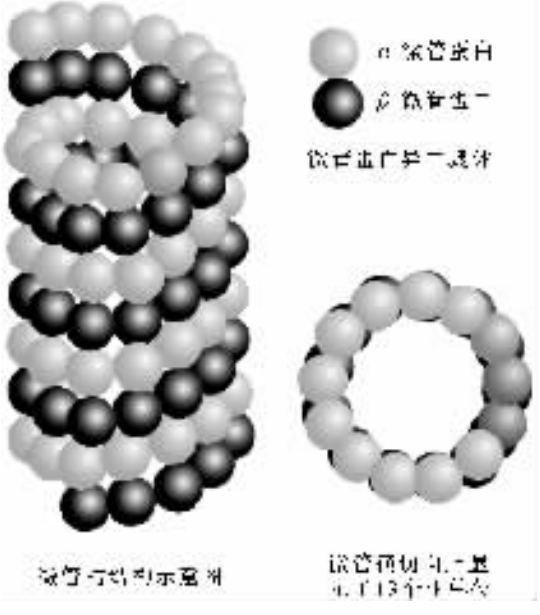


图 1-15 微管的结构示意图

1964 年,在电子显微镜下发现了微管。微管常分布在细胞壁的附近,与含有细胞壁物质的小泡向细胞壁运送物质有关。微管还出现在植物细胞有丝分裂期纺锤丝和成膜体中(详见本章第三节),研究发现微管在植物有丝分裂的染色体运动中有重要的作用,还参加细胞壁的形成,能决定细胞分裂的方向并参与细胞壁的加厚。此外微管还能维持细胞的形状,这在花粉的生殖细胞等无细胞壁的细胞中作

用十分显著。微管还与某些细胞的鞭毛、纤毛的运动有关。

② 微丝　细胞中的微丝(microfilament)是实心的纤维,直径约7 nm,由肌动蛋白(actin)组成。肌动蛋白于1942年在肌细胞中首先发现。阎隆飞等于1963年在南瓜、烟草中发现了肌动球蛋白(actomyosin),并且具有ATP酶的活性。以后的研究证明植物细胞中普遍存在肌动蛋白和肌球蛋白,与动物完全相同。肌动蛋白的单体为球形,相对分子质量为4.3×10^4。单体很容易聚合成细丝,也很容易解聚。鬼笔环肽可抑制微丝的解聚。微丝常被称为应力丝,能使细胞具有稳定的结构。现在发现微丝有多种结合蛋白,如肌球蛋白,是肌动蛋白丝的马达蛋白。马达蛋白具有ATP酶的活性。曾用胞质环流(cyclosis)现象明显的丽藻(*Nitella*)作过实验,将丽藻细胞剖开后,在内表面上放上一些很小的,表面涂有肌球蛋白的乳胶珠,在提供ATP时,乳胶珠会沿细胞内表面滑动。这说明胞质环流的机制是微丝与表面有肌球蛋白的结构在ATP提供能量的情况下产生的一种滑动。

③ 中间纤维　一类直径介于微管与微丝之间(8～11 nm)的中空管状纤维称为中间纤维(intermediate filament)。大多数真核生物细胞中都存在中间纤维蛋白,1992年杨澄等发现植物细胞中也存在角蛋白组成的中间纤维。中间纤维具有骨架功能和信息功能。中间纤维在不同的组织中是不同的,这表明中间纤维与细胞分化有关。中间纤维蛋白本身就是一种信息分子或信息分子的前体。

(9) 核糖体　核糖体为核糖核蛋白体(ribosome)的简称,每一细胞中都含有大量的核糖体。电子显微镜下可见核糖体分布在糙面内质网上或分散在细胞质中。除附着在内质网膜上的核糖体外,细胞质中还有游离的核糖体。每一细胞中核糖体可达数百万个之多。这两种核糖体在合成蛋白质上有所分工,留存在细胞质中的蛋白质如各种膜中的结构蛋白在游离的核糖体上合成,输出细胞外的蛋白质如分泌粒等都是在内质网上的核糖体上合成,并进入内质网囊腔中,以后被运转到细胞之外。叶绿体基质中或线粒体基质中也有核糖体。真核生物的细胞质中的核糖体是直径17～23 nm的小颗粒,比原核细胞中的核糖体大一些。核糖体的结构包括1个大亚基和1个小亚基(图1-16)。核糖体的化学成分是核糖核酸(ribonucleic acid,简称RNA),还有蛋白质。核糖体中的RNA称核糖体RNA(rRNA)。

核糖体是细胞中蛋白质合成的中心,核糖体在蛋白质合成中与mRNA结合在一起,mRNA是信使RNA,携带了从DNA上转录下来的遗传信息,蛋白质的合成就是在遗传信息的指导下进行的。在蛋白质合成活动旺盛的细胞中,常可在电子显微镜下见到核糖体数个串在一起形成多聚核糖体(polysome或polyribosome),多聚核糖体是由多个核糖体结合在一个mRNA分子上形成,提高了蛋白质的合成效率。

附在内质网上的核糖体所合成的蛋白质将被分泌到细胞外,游离在细胞质中的核糖体合成细胞内部的蛋白质。

2. 细胞基质

细胞质除细胞器以外的胶状物质为细胞基质(matrix)。细胞骨架及各种细胞器分布于其中。细胞基质中含有丰富的蛋白质,细胞中25%～50%的蛋白质都存

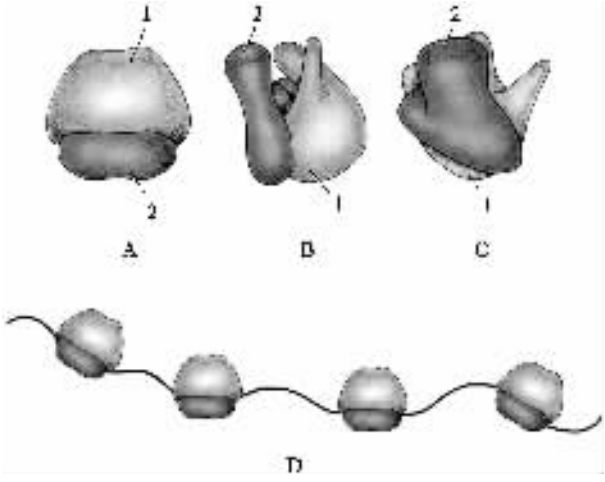


图 1－16 真核细胞中的核糖体立体结构模式图(自 Raven)
A～C. 从不同角度观察核糖体 D. 核糖体结合在 mRNA 上形成多聚核糖体
1. 大亚基 2. 小亚基

在于细胞基质之中。这些蛋白质有许多是酶,细胞的多种代谢活动是在细胞基质中进行的。在新陈代谢活动旺盛的细胞中,常可见到细胞质运动现象,据研究,细胞质运动与微丝有关。

(三) 细胞核

真核细胞一般都具有细胞核(nucleus)。维管植物的成熟筛管细胞无细胞核,但其在早期发育过程中是有核的,核后来消失了。大多数细胞具一个细胞核,也有些细胞是多核的,如种子植物的绒毡层细胞常有两个核,部分种子植物胚乳发育的早期阶段有多个细胞核。细胞核包括核被膜、染色质、核仁和核骨架等结构(图 1－17)。

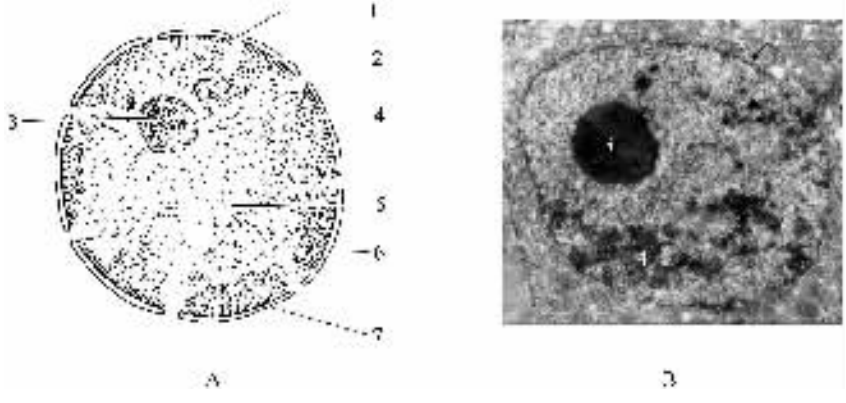


图 1－17 细胞核
A. 细胞核的结构图解 B. 地黄(*Rehmannia glutinosa*)小孢子中的细胞核
1. 核孔 2. 核纤层 3. 核仁 4. 染色质 5. 核基质 6. 膜间腔 7. 核被膜

1. 核被膜(nuclear envelope)

包括双层核膜、核孔复合体和核膜以内的核纤层(nuclear lamina)等。

核膜由两层膜组成。外膜(outer membrane)面向细胞质,其外面附有核糖体,常可见外膜与内质网相通,内膜与染色质紧密接触,两层膜之间为膜间腔(inter membrane lumen)。核膜上有整齐排列的核孔(nuclear pore),核孔的数量不等,动植物细胞的核孔密度为 40 ~ 140 个/μm^2,直径约 50 ~ 100 nm。核孔上有一些复杂结构,称核孔复合体。核孔是细胞核内外物质运输的繁忙的通道。据计算,正在合成 DNA 的细胞核,每分钟每个核孔要有 100 个组蛋白分子从核孔进入核内。在细胞核中形成的核糖体亚单位也要通过核孔进入细胞质。核孔对大分子的出入是有选择性的。例如 mRNA 分子前体在核内产生后,并不能通过核孔,只有经过加工成为成熟的 mRNA 后才能通过。大分子出入细胞核也是与核孔复合体上的受体蛋白有关的过程。

核膜内面有纤维质的核纤层(图 1-17),其厚薄随不同的细胞而异。核纤层的成分是一种属于中间纤维的蛋白,称核纤层蛋白(lamin)。核纤层形成纤维网络状,与染色质上一些特别位点相结合。核纤层与细胞有丝分裂中核膜崩解与重组有关。也有人认为核纤层不属于核被膜的结构组分。

2. 染色质

早期的研究者用碱性染料对细胞染色后可以在光学显微镜下清楚地观察到细胞核,因而细胞核中的物质称染色质(chromatin)。在电子显微镜下,可看到细胞核中许多粗或细的长丝交织成网状,网上还有较粗大、染色更深的团块,细丝状的部分是常染色质(euchromatin),较大的深染团块是异染色质(heterochromatin)。异染色质常附着在核被膜的内面(图 1-17)。在细胞的分裂期,染色质还会聚缩成显微镜下可以辨认的染色体。

二倍体植物具有两套染色体组。染色体组上所有基因称为基因组,英文统称为 genome。植物基因组中的 DNA 含量因物种而有差异,如拟南芥的单倍体为 0.07 pg,水稻的单倍体为 1.0 pg,玉米的单倍体为 3.9 pg,松的单倍体为 47.9 pg。

图 1-18　染色质中的 DNA 示意图

真核细胞染色质的主要成分是 DNA 和蛋白质,也含少量 RNA。DNA 是由许多脱氧核糖核苷酸的单体连接形成的长链,两条长链形成双螺旋结构(图1-18)。每个脱氧核糖核苷酸分子中含碱基,组成 DNA 分子的碱基共有 4 种,DNA 分子中碱基的排列次序决定了遗传信息,遗传信息决定了生物的性状并控制着生命的活动。组成染色质的蛋白质可分成组蛋白

(histone)和非组蛋白(nonhistone)两大类。染色质中组蛋白和 DNA 含量的比例一般为 1∶1。组蛋白是碱性蛋白质,共有 5 种,是 H1,H 2A,H 2B,H3 和 H4,后四种组蛋白在进化上是保守的,如牛与豌豆的组蛋白 H4 含 102 个氨基酸残基,其中仅有 2 个不同。而不同生物体内非组蛋白种类有几百种之多,为酸性蛋白。一些有关 DNA 复制和转录的酶如 DNA 聚合酶和 RNA 聚合酶等都属非组蛋白。

3. 核仁

核仁(nucleolus)是细胞核中椭圆形或圆形的颗粒状结构,没有膜包围(图 1-17)。在光学显微镜下核仁是折光性强、发亮的小球。细胞有丝分裂时,核仁消失,分裂完成后,两个子细胞核中分别产生新的核仁。核仁富含蛋白质和 RNA。核糖体中的 RNA(rRNA)来自核仁。核糖体是细胞中蛋白质合成的场所。因此蛋白质合成旺盛的细胞,常有较大的或较多的核仁。由某一个或几个特定染色体的片段构成为核仁组织者(nucleolar organiger)。核仁就位于染色体的核仁组织者的周围。如果将核仁中的 rRNA 和蛋白质溶解,即可显示出核仁组织区的 DNA 分子,这一部分的 DNA 正是转录 rRNA 的基因,即 rDNA 所在之处。

4. 核基质

过去称为核液(nuclear sap),并认为是富含蛋白质的透明液体,染色质和核仁等都浸浮于其中。现在不再用核液一词,而称核基质(nuclear matrix),因为发现其不是无结构的液体,而是纤维状的网,布满于细胞核中,网孔中充以液体。网的主要成分是蛋白质。核基质是核的支架,有研究者称之为核骨架(nuclear skeleton)。染色质附着于核基质之上。近年来的研究提出,核基质也可能是 DNA 复制的基本位点,并与基因表达调控有关,有关核基质方面的研究将是今后一个重要的研究领域。

细胞核中,DNA 中的遗传信息转录到 mRNA 中,mRNA 通过核孔进入细胞质,控制细胞的蛋白质合成与控制细胞的生命活动。

四、细胞壁

具有细胞壁是植物细胞明显区别于动物细胞的特征之一。细胞壁是包围在原生质体外,具有一定的硬度与弹性的结构。在细胞生长发育的不同时期,植物体的不同组织细胞的细胞壁组成与结构上均有所不同,其硬度、弹性等也有不同。

(一) 细胞壁的化学成分

高等植物细胞壁的主要成分是多糖,包括纤维素、果胶质和半纤维素等。植物体不同细胞的细胞壁成分不同,往往是在多糖组成的细胞壁中添加了其他的成分,如木质素,还有不亲水的角质、木栓质和蜡质等。

纤维素(cellulose)是细胞壁中最重要的成分,是由多个葡萄糖分子脱水缩合形成长链。长链分子之间形成的晶格结构为微团(microcelle)。多条这样的长链构成了在电子显微镜下可看到的细丝,直径为 10 ~ 25 nm,称微纤丝(microfibril),细胞壁就是由纤维素微纤丝构成的网状结构(图 1-19)。

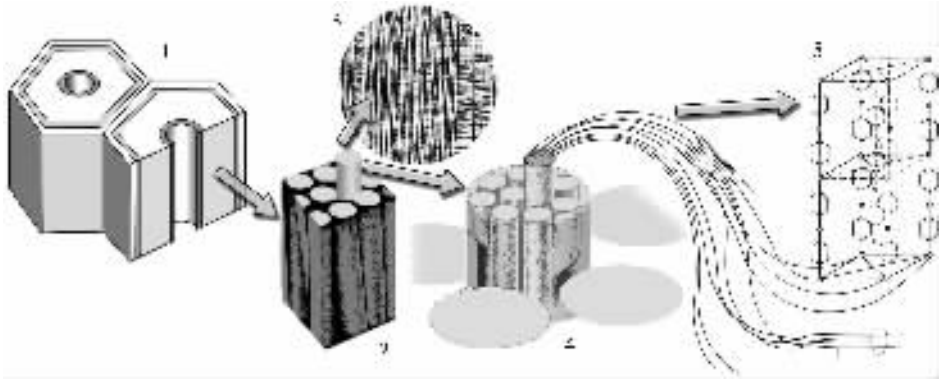


图 1－19　细胞壁的结构图解(自 Raven 等重绘)

1. 细胞壁的一部分　2. 大纤丝　3. 扫描电镜下的微纤丝

4. 微纤丝的结构　5. 纤维素分子构成的长链及其晶格

果胶质(pectin)、半纤维素(hemi－cellulose)等非纤维素多糖是细胞壁的基质多糖。图 1－20 表明了它们与纤维素分子交联构成了三维的网状的细胞壁。

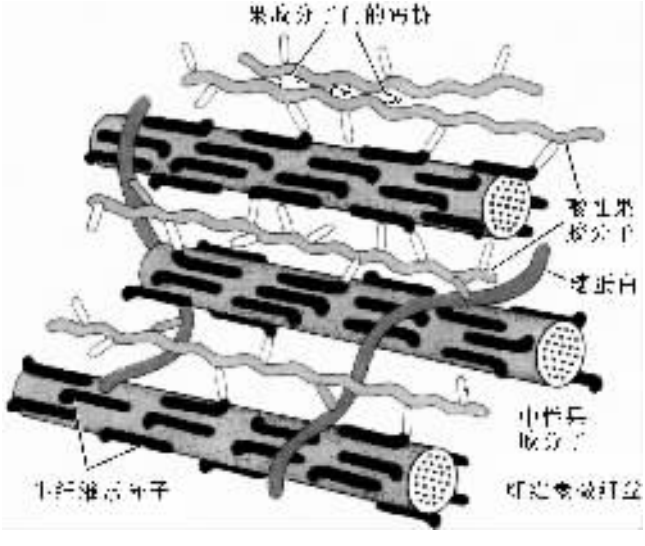


图 1－20　植物细胞壁各组成成分间网络式结构的关系图解(自 Alberts 等)

细胞壁中另一类重要物质是木质素(lignin),但不是在所有的细胞壁上都存在。木质素具较高的刚性,它的存在增加了细胞壁的机械强度。木质素是芳香族化合物苯丙烷残基的多聚物,是较亲水的物质。

自 20 世纪 20 年代开始研究细胞壁蛋白,到现在人们已经发现细胞壁上有多种蛋白质,并逐渐认识了它们的功能。这些蛋白质中,一类是结构蛋白,一类是酶蛋白,还有一类是功能不清楚的蛋白。研究得比较多的一类重要的细胞壁结构蛋白是伸展蛋白(extensin),又称伸展素,是糖蛋白。伸展蛋白交联纤维素的网络。

伸展蛋白与植物的防御和抗病抗逆功能有关。植物发育、机械损伤、真菌感染、植物抗毒素诱导剂处理及热处理,都能引起细胞壁中伸展蛋白的反应。

(二) 细胞壁的层次

在光学显微镜下可看到植物细胞壁具有一定的层次,包括夹在两个细胞之间的胞间层,以及细胞的初生壁和次生壁。各层次的化学成分也有差异。

1. 胞间层

胞间层(intercellular layer)又称中层(middle layer),位于相邻细胞的细胞壁之间。主要成分是果胶质,使相邻的细胞彼此粘连。果胶质可被果胶酶分解,果实成熟时,产生果胶酶将果胶质分解,细胞彼此分开,使果实变软。一些真菌侵入植物体时也分泌果胶酶以利菌丝侵入。

2. 初生壁

初生壁(primary wall)是在细胞生长过程中所形成的细胞壁,位于包间层与质膜之间。一般比较薄,约 1 ~ 3 nm。初生壁中主要成分是纤维素和果胶质,还含有半纤维素和糖蛋白。这些非纤维素多糖和糖蛋白将纤维素的微纤丝交联在一起。纤维素的微纤丝呈网状,分布在非纤维素多糖的基质中,果胶质使得细胞壁有延展性,使细胞壁能随细胞生长而扩大。分裂活动旺盛的细胞、进行光合作用的细胞和分泌细胞等都仅有初生壁。有些细胞在停止生长后,细胞壁不再加厚就停留在初生壁的阶段。

3. 次生壁

有些细胞的体积不再增大,细胞壁还继续发育,增厚,此种细胞壁为次生壁(secondary wall)。植物体内一些具有支持作用或输导作用的细胞通常形成次生壁,以增强机械强度,这些细胞在成熟时,原生质体往往死去,留下厚的细胞壁执行支持或输导的功能。次生壁中纤维素含量高,微纤丝排列比初生壁致密,有一定的方向性。果胶质极少,基质成分是半纤维素,也不含有糖蛋白。因此比初生壁坚韧,延展性差。次生壁中还常添加了大量的木质素,增强了次生壁的硬度。

在有些细胞次生壁中,不同层次的微纤丝排列的方向不同,使得次生壁还能再划分出不同的层次(图 1-19)。

(三) 细胞壁的功能

细胞壁具支持和保护的功能。细胞壁限制了细胞过度吸水被胀破,而紧胀的植物细胞能使植物体保持一定的紧张度而保持着伸展的姿态。有次生壁的细胞有强大的支持功能。而导管等已经死去的细胞是靠细胞壁构成中空的管道完成输导功能的。

过去,人们把细胞壁看成是一个没有生命的结构,而现在,人们逐渐认识到它的作用,并认为它是植物的细胞外基质(extra cellular matrix,简称 ECM),是由细胞分泌到周围环境中形成的结构。细胞壁中有许多具有生理活性的蛋白质,参与许多种生命活动过程,如植物细胞的生长,物质的吸收、运输、分泌,细胞间的相互识别,细胞分化等。

（四）初生纹孔场、胞间连丝与纹孔

1. **初生纹孔场**

细胞的初生壁上有一些较薄的区域称初生纹孔场（primary pit field）。初生纹孔场上有一些小孔，其中有胞间连丝穿过（图 1－21）。

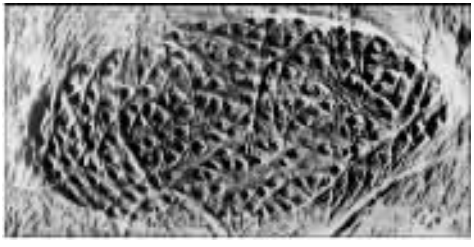


图 1－21　初生纹孔场（自 Gunning 和 Steer）

图 1－22　胞间连丝

2. **胞间连丝**

穿过细胞壁沟通相邻细胞的细胞间通道称胞间连丝（plasmodesma）。在光学显微镜下一般难以观察胞间连丝。但柿胚乳细胞细胞壁很厚，胞间连丝集中分布，再经特殊的染色，易在光学显微镜下见到（见彩色插图Ⅳ）。在电子显微镜下，胞间连丝是直径约 40 nm 的小管状结构，管道的周围衬有质膜，两端较窄，并与相邻细胞的质膜相连（图 1－22），有的管道内有压缩内质网（appressed ER）。胞间连丝的结构非常复杂，研究者提出多个胞间连丝结构的模型。Ding 关于胞间连丝的模型中，质膜上和细胞壁上还有蛋白质，并有蛋白质的“辐”使之相连（图 1－23）。

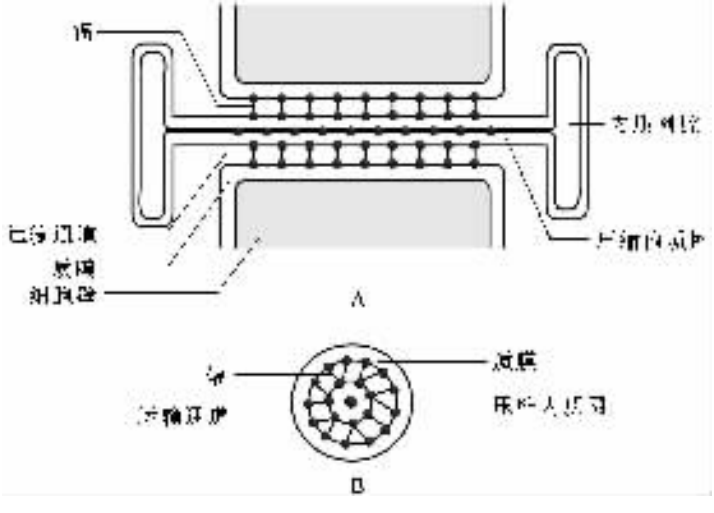


图 1－23　胞间连丝结构模型

A. 侧面观　B. 顶面观

胞间连丝能允许大小分子从中通过。研究表明，一些蛋白质、RNA 可以经胞

间连丝传递。一些植物病毒也是通过胞间连丝扩大感染的,病毒颗粒甚至能刺激胞间连丝,使其孔径加大,便于它们通过,此中机理尚待研究。

胞间连丝使植物体中的细胞连成一个整体,所以植物体可分成两个部分:通过胞间连丝结合在一起的原生质体,称共质体(symplast);共质体以外的部分,称质外体(apoplast),包括细胞壁、细胞间隙和死细胞的细胞腔。

3. 纹孔

纹孔(pit)存在于次生壁上,在次生壁沉积过程中,纹孔既可在初生纹孔场上形成,也可在细胞壁无初生纹孔场处发育。相邻两细胞之间的纹孔多成对存在,称纹孔对。纹孔对之间的质膜、初生壁、胞间层构成了纹孔膜。次生壁围成的腔称为纹孔腔。根据纹孔腔的式样,纹孔分为两种类型:单纹孔与具缘纹孔(图 1-24)。

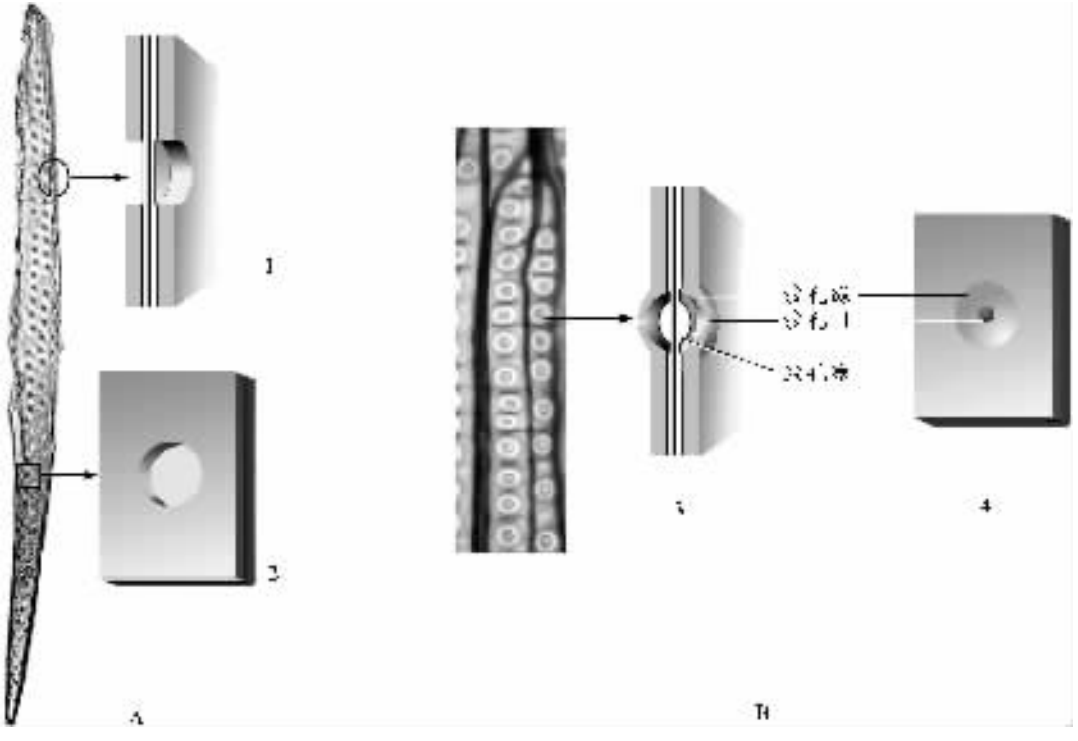


图 1-24 纹孔的结构与类型

A. 被子植物的孔纹管胞,单纹孔 B. 白皮松(*Pinus bungeana*)的孔纹管胞,具缘纹孔

1. 单纹孔的侧面观 2. 单纹孔的正面观 3. 具缘纹孔的侧面观 4. 具缘纹孔的正面观

(五) 细胞壁的形成与发育

细胞有丝分裂时在两个子细胞间形成细胞板,此后发育形成细胞壁(见细胞的有丝分裂)。细胞壁上的纤维素微纤丝是在质膜表面上合成的,已知纤维素合成酶分布在质膜上,纤维素前体物质由原生质体合成后运到细胞表面在纤维素合成酶催化下聚合成微纤丝。

近年来的研究发现,细胞壁的构建受到细胞骨架微管的引导。微纤丝在细胞壁中沉积的方向是由分布在质膜内的微管决定的。很多研究结果表明,细胞中周

质微管的方向与纤维素微纤丝的方向一致，当微管的方向改变时纤维素微纤丝的方向也会发生相应改变。而用药物破坏微管时，导管分子（见本章第五节）次生壁的加厚方式也受到了影响。

五、后含物

后含物（ergastic substance）指植物细胞中的贮藏物质和代谢产物。

后含物的种类很多，包括糖类、蛋白质、脂质（脂肪、油、角质、蜡质、木栓质等）、盐类的晶体、某些有机化合物（单宁、树脂、生物碱等）。

以下是几类重要的后含物（图 1－25）。

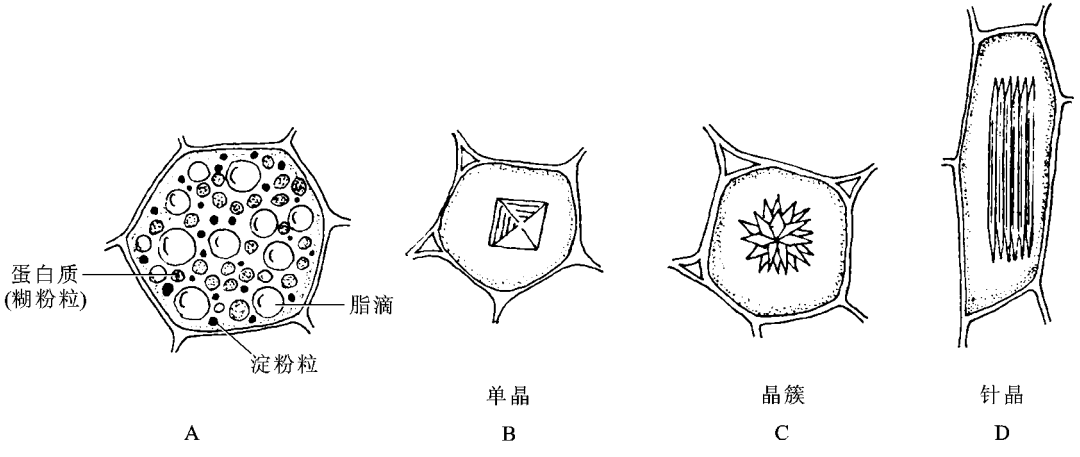


图 1－25　植物细胞中的各种后含物示意图

A. 花生子叶中的多种后含物　B～D. 各种晶体

（一）淀粉

在植物的贮藏组织中往往含有大量淀粉（starch）。植物光合作用的产物以蔗糖等形式运入贮藏组织后在造粉体中合成淀粉，形成淀粉粒（starch grain）。直链淀粉与支链淀粉常交替沉积，呈现环状轮纹。

（二）蛋白质

植物贮藏的蛋白质（protein）是结晶或无定形的固体，不表现出明显的生理活性。液泡中积累的贮藏蛋白呈颗粒状，称糊粉粒（aleurone grain），禾本科植物胚乳最外的数层细胞中含有较多的糊粉粒，在豆类种子的子叶中也有大量的糊粉粒。

（三）脂肪与油

是植物细胞中贮藏的含能最高的化合物。在细胞质内或叶绿体中呈固体状态的称脂肪（fat），油滴状的称为油（oil）。

（四）晶体

晶体（crystal）存在于液泡中，有不同的形态和成分。

第二节 细胞的新陈代谢

新陈代谢是生物有机体的生命活动特征之一，是生物体内的全部物质和能量变化的总称，是最基本的生命活动过程。生活的细胞不断地与外界进行物质交换。新陈代谢使细胞或生物体能维持高度复杂有序的结构，也使各种生命活动正常进行。

在生物体的新陈代谢活动中，从外界摄入营养物质合成为生物自身的物质，贮存能量，这个过程称为同化作用或称合成代谢；生物体还会不断地将自身的某些物质分解，释放能量，并将代谢的最终产物排出，这个过程称为异化作用，也称为分解代谢。

一、生命活动中的能量

（一）自由能

在一定的温度和压力下能够做功的能称为自由能（free energy）。细胞和生物体的新陈代谢过程中有无数的化学反应，其中有很多反应是要在提供能量的情况下才能进行的，如蛋白质的合成、光合作用等。生命活动中也有多种形式的运动，如机械运动、物质的转运等，大部分也是要消耗能量的。因此细胞要不断地获取自由能才能维持生命过程。细胞在生命过程中伴随有不同形式能量的互相转变，如细胞质运动就伴随着化学能转变为机械能。当一种形态的自由能转化为另一种形态的自由能时，总要伴随着一部分能量转化为热能，即转化为分子无规则运动的能，热能在生物体中不能做功，不为生物体所利用（这是因为生物体内的蛋白质等不能耐受高温，而热能做功要有较高的温度差）。

（二）ATP

在细胞内各种形式的能量中，化学能是很重要的能量形式，生物体内的有机物中贮存着一定的化学能。其中腺苷三磷酸（adenosine triphosphate，简称ATP）是一种核苷酸，其核苷分子与3个磷酸结合，含有2个高能磷酸键（用～表示，图1－26），当ATP水解时，将放出较多的自由能。在细胞中，ATP是各种类型能量转换的媒介物。许多释放能量的反应，如呼吸作用的某些过程与ATP的合成相偶联，将反应所释放的能量贮存于ATP分子中，而植物光合作用中会合成ATP，将光能转变为ATP分子中的化学能。许多耗能活

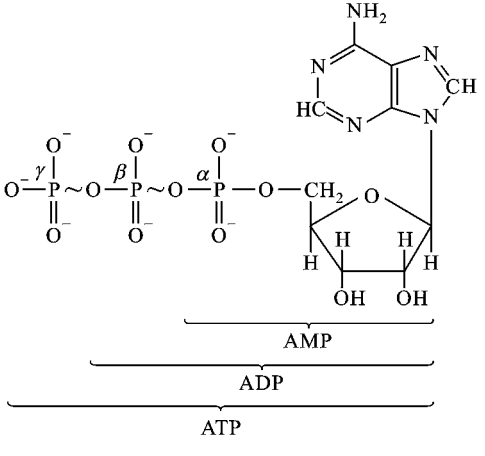


图1－26 AMP，ADP和ATP

动如运动、物质的吸收、物质的主动转运和合成等也总是和 ATP 分解为 ADP 及无机磷的过程相偶联，从 ATP 分子分解过程中获得自由能。ATP 因此被称为细胞中的“能量货币”，在细胞的生命活动中具有重要的作用。ATP 分子通常只有最后一个高能键水解放能，生成腺苷二磷酸，即 ADP（图 1－26）。

植物细胞的叶绿体能进行光合作用，利用光能将水和二氧化碳合成为有机物，将光能转换成化学能贮存在有机物中，不仅成为植物生命活动能量来源，也供给了地球上绝大多数生物有机体能量和有机物（有关光合作用的内容请参阅第四章）。

二、酶

细胞或生物体内有数千种化学反应，大多是在酶（enzyme）的催化下进行的。酶是细胞中增进化学反应速度的催化剂，特异性地催化一定的反应。

酶的本质是蛋白质，有些酶是纯蛋白质，也有一些酶有非蛋白质的成分，称为辅助因子（cofactor）。有些辅助因子是离子，如 Cl^-，Mg^{2+} 等；也有些酶的辅助因子是有机物，称辅酶（coenzyme），辅酶的作用是传递电子、原子或作用基团，很多种辅酶与维生素有关。

酶能加速化学反应的速率，酶促反应发生在温和的条件下，不需要高的活化能。如将葡萄糖氧化成二氧化碳和水的反应，在非酶催化时是以燃烧的方式进行的，要加热以提供活化能后才能开始反应，在细胞内这个过程是由一系列酶催化进行的，发生在常温条件下。

酶促反应速度在一定范围内随温度升高而加快。酶本身是蛋白质，在温度过高时会发生变性而失去活力，故在一定温度以上，增加温度反应速度反而会下降。因此，酶反应存在最适温度，这与植物生长存在最适温度是相关的。由于酶是蛋白质，pH 的变化能影响酶蛋白的解离状态和活性，因此，酶反应也有最适 pH。

某些化学物质有抑制酶的活性或使酶分子本身受到破坏的作用，这种物质称为酶的抑制剂（enzyme inhibitor），有些化学除草剂就是一些酶的抑制剂。还有一些物质能使酶的活性增强，称为酶的激活剂（activator），如木瓜蛋白酶，可被某些还原剂激活，从无活性的酶转变成为有活性的酶。

三、细胞呼吸

无论是动物等异养生物还是自养生物，细胞必须将体内的有机物氧化，释放出其中的能量，供生命活动之需。细胞氧化分解有机物以获取能量并产生 CO_2 的过程称为细胞呼吸（cell respiration）。细胞呼吸是一个复杂的、有多种酶参与的多步骤过程。例如以葡萄糖为底物的细胞呼吸：

$$C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 12H_2O + \text{能量}$$

细胞呼吸的全过程可概括地分为 3 个阶段：即糖酵解（glycolysis），柠檬酸循环（cit-

ric acid cycle)和电子传递(electron transport)及氧化磷酸化(oxidative phosphorylation)。这些过程是酶催化的一系列生物化学反应,其中糖酵解过程发生在细胞质中,是一分子葡萄糖转化成两分子丙酮酸的过程;丙酮酸氧化脱羧和柠檬酸循环发生在线粒体的基质中,丙酮酸在线粒体内经过一系列反应发生氧化;而电子传递和氧化磷酸化过程发生在线粒体的内膜中。葡萄糖彻底氧化所释放的能量与体外进行的燃烧过程所释放的能量是一样的,但体外的燃烧中,能量全都以光和热的形式释放,而在细胞内的生物氧化过程中,大量的能量被贮存于 ATP 中,可以用来做功(图 1-27)。

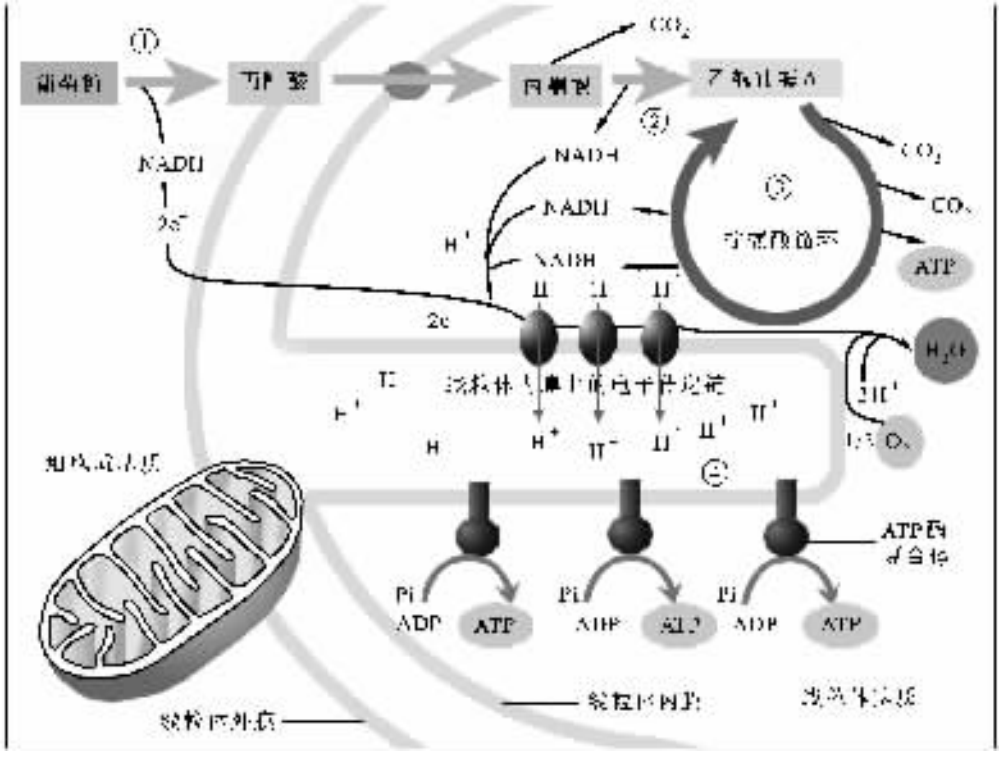


图 1-27 细胞中葡萄糖的生物氧化过程

① 糖酵解 ② 丙酮酸氧化脱羧 ③ 柠檬酸循环 ④ 电子传递与氧化磷酸化

植物细胞中的脂质、蛋白质也可以分解并转变为糖类或酸类而参与糖酵解或柠檬酸循环。不同底物在呼吸过程中消耗的氧气量和放出的二氧化碳量之比有所不同。在一定时间(如 1 h)内,呼吸作用放出的二氧化碳与吸收的氧量之比称为呼吸商(respiratory quotient,简称 RQ)。测定植物的呼吸商,可得知植物细胞的呼吸底物是何种有机物。如以糖为底物时呼吸商为 1.0;以脂质为底物时呼吸商小于 1.0,如含棕榈酸较多的油料种子的呼吸商等于 0.36,此类种子在萌发时呼吸作用需要吸收更多的氧气;而以有机酸为底物时呼吸商则大于 1.0。

生物体和活细胞都是开放系统,即不断与外界进行物质与能量交换的体系。生物体和细胞从外界获取能量以增加其自身的有序性,细胞呼吸的意义就在于将

外界的物质(呼吸底物)中的化学能转变为生物可以利用的化学能,从而维持细胞的高度有序的状态。

植物体不同部位不同器官中细胞的呼吸速率不同。一般来说,幼嫩器官和生长发育旺盛的细胞代谢活动旺盛,细胞呼吸速率高,消耗的有机物较多,衰老的组织和器官中细胞呼吸速率低。

四、细胞与外界环境的物质交换

生活细胞不断地与外界进行物质交换,从外界吸收水分,摄取养分,向细胞外排出废物,保持细胞内环境的稳定。

(一) 植物细胞和水分的关系

水分出入成熟的植物细胞都是靠渗透作用(osmosis)。图 1−28 所示是简单渗透计中水分的运动。漏斗口上紧扎着一块半透性膜(semipermeable membrane),即只能让水透过而不能让任何其他分子或离子透过的膜,漏斗中注入溶液(如蔗糖溶液)。将此漏斗倒放在纯水中,开始时烧杯中的水面与漏斗中的液面相平(图 1−28A)。于是烧杯中的水就会进入漏斗内,漏斗中的液面上升,达到一定高度(h)后就不再上升(图 1−28B)。这时漏斗中的溶液对膜就有一定的压力。这种现象就是渗透现象。从图 1−28 可以看出,渗透现象与膜两侧的溶液浓度有关,与膜两侧的压力也有关。渗透作用就是水的跨膜扩散。

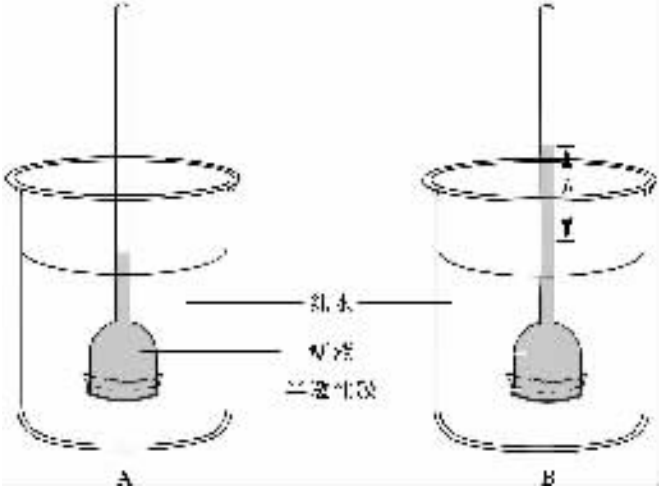


图 1−28　由渗透作用引起的水分运动

A. 烧杯中的纯水和漏斗内液面相平

B. 由于渗透作用,使烧杯内水面降低而漏斗内液面升高

渗透现象是集流(bulk flow 或 mass flow)与扩散作用(diffusion)的综合结果。集流是指浓度差或压力差所造成的一群离子或分子的集体流动。扩散则是由分子或离子的随机热运动而造成的由一处向另一处的净移动。净移动的方向是从高浓

度处到低浓度处。室内放一束鲜花,不久便会花香四溢,就是因为花朵所释放的芳香分子扩散的结果。

图 1-28 中的集流是顺着压力梯度而进行的,水分子的扩散是顺着水的浓度梯度而进行的(溶液中水的"浓度"小,而纯水中水的"浓度"大)。渗透作用专指水的跨膜运动,它决定于这两种推动力。把这两种推动力概括在一起的概念就是水的化学势梯度或称水势差。

1. 化学势和水势

化学势(chemical potential)是指每摩尔物质中的自由能,自由能则是在温度不变的情况下,用于做功的能量。也可以说,化学势是一种物质中能够用于做功或推动化学反应的能量的度量。水势(water potential)是一个体系中水的化学势。化学势通常以能量单位表示,植物生理学的传统是以压强单位表示水势,所以需要将能量单位焦耳(J)换算成压强单位帕斯卡(Pa),二者的关系如下:

$$\frac{\text{能量单位 J}(\text{kg m}^2\ \text{s}^{-2})}{\text{压强单位 Pa}(\text{kg m}^{-1}\ \text{s}^{-2})} = \text{体积单位}(\text{m}^3)$$

即

$$\frac{\text{能量单位}}{\text{体积单位}} = \text{压强单位}$$

换言之,我们可以把压强看作是单位体积中的能量,而不是单位面积上的力。

水势(ψ)的定义为:

$$\psi = \frac{(\mu_w - \mu_w^*)}{\bar{V}_w}$$

式中,ψ 为体系的水势,μ_w 为该体系中水的化学势,μ_w^* 为同一温度和 1 大气压下纯水的化学势,$\bar{V}_w$ 为水的偏摩尔体积(18 $\text{cm}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$)。

水势的单位可用大气压(atm)、巴(bar)或帕(Pa)表示①。

纯水[在 101 325 Pa(1 大气压)和 0℃下]的水势规定为零。当水中溶有任何物质时,其水势均降低,所以任何溶液的水势均为负值。

水势可以通俗地理解为水分移动的趋势。水总是由高处流向低处,可以说是由水势高处移向水势低处。用水势的概念很容易解释图 1-28 中的渗透现象。纯水的水势大于糖溶液中水的水势,所以水就通过半透膜向漏斗中移动。那么,为什么经过一定时间后又会达到平衡呢?那就必须研究渗透势(osmotic potential)和压力势(pressure potential)。

2. 渗透势和压力势组成水势

如图 1-28B 所示,当水沿着水势梯度运动时,就会做功,其结果是使水柱升高了 h。水柱 h 的作用是对半透膜施加一定的压力,使水由漏斗中移向漏斗外,这就是压力势。所以漏斗内水的渗透势使水进去,而其中的压力势则使水出来,二者达到平衡时,维持水柱 h。

渗透势是由于溶液中溶质的存在而产生的,所以又称为溶质势(solute poten-

① 1 atm = 101 325 Pa,1 bar = 10^5 Pa = 0.1 MPa。

tial)。渗透势和压力势共同组成水势,渗透势总是负值,压力势总是正值。溶液总有一定的渗透势,但只有在特定条件下才有压力势。例如在图 1－28 中,漏斗内糖溶液中水的水势 ψ 为渗透势(ψ_π)与压力势(ψ_p)之和,ψ_π 为负值,ψ_p 为正值,即 $\psi = \psi_\pi + \psi_p$。达到平衡时,溶液的水势为 0,即 $\psi_\pi = -\psi_p$。

3. 水分出入细胞决定于细胞的水势

植物细胞外面的细胞壁是完全透性膜,只有质膜和液泡膜接近于半透性膜。我们也可把整个原生质看作是一个半透性膜。如果把植物细胞放在一个水势低的溶液中(溶液的水势就是其渗透势),水分就会从液泡中出来,使原生质体逐渐与细胞壁脱离,发生质壁分离(plasmolysis)现象(图 1－29)。但原生质并不是理想的半透膜,所以许多种溶质实际上都可以进入液泡,不过速度较慢。因此在浓溶液(如蔗糖溶液)中放置时,植物细胞总是先发生质壁分离,经较长时间(通常数小时)后,溶质慢慢进入细胞,水分随之也进入细胞,原生质体恢复原状,这就是质壁分离复原(deplasmolysis)现象。

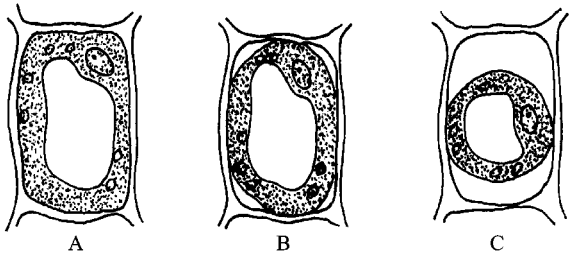


图 1－29　植物细胞的质壁分离现象(自潘瑞炽等)

A. 正常细胞　B. 初始质壁分离　C. 完全质壁分离

现在来研究放在纯水中的植物细胞。水分由外界进入细胞,使液泡中水分增多,液泡的体积也增大,于是细胞呈膨胀(turgor)状态,对原生质体产生一定的压力。这种压力称为膨压(turgor pressure),其作用是使水分从细胞内向外扩散,增加细胞内的压力势(ψ_p)。膨压的作用类似于图 1－28B 漏斗中液柱 h 的作用。

这样,放在纯水中的细胞,水分不断进入,压力势不断增大 ,最后细胞中的渗透势与压力势恰好平衡($\psi_\pi = -\psi_p$),细胞的水势等于零,这就是细胞被水分完全饱和的状态。在自然条件下,只有水生植物的细胞,其水势才接近于零。

植物细胞吸收水分的情况如图 1－30所示。水分进入细胞后,细胞液的

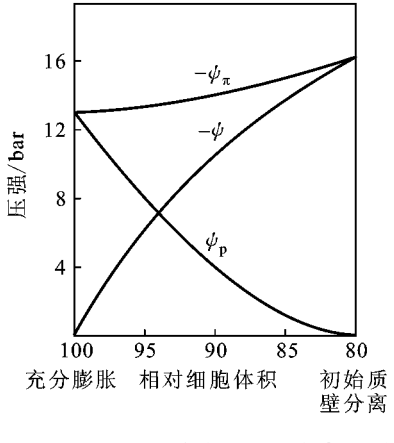


图 1－30　ψ,ψ_π,ψ_p 与细胞体积的相互关系(自曹宗巽,吴相钰)

浓度必然变小，其 ψ_π 也发生相应变化；细胞壁弹性虽不大，但在细胞吸水后，细胞体积必然增大；随着水分的进入，细胞的压力势（ψ_p）必然增大。综合上述作用，进入细胞的水分愈多，细胞体积愈大，水势也发生相应变化。细胞处于初始质壁分离时，体积最小，此时细胞的 $\psi_p=0$，故 $\psi=\psi_\pi$；当细胞充分膨胀时，ψ_p 达到最大，吸水已达到饱和，$\psi=0$，$-\psi_\pi=\psi_p$。

上面讨论的是细胞处于纯水中的情况。实际上，植物细胞一般是处于溶液中。不过在这种情况下，水分的移动同样取决于细胞的水势与外界溶液的水势之差。例如，土壤溶液的水势高于根细胞的水势，根细胞就能从土壤溶液中吸取水分；相反，如果土壤中施入过多的化肥（溶质增加，渗透势降低），则会使土壤溶液的水势低于根细胞的水势，这时根细胞内的水分就会向外流出，从而造成对植物的不良影响。

相邻细胞间的水分移动的方向，同样遵循以上关系（图 1－31）。

图 1－31 一排薄壁细胞间水分移动情况（自曹宗巽等）

每个细胞下角的数字表示其渗透势的大小，上角的数字为压力势的大小，方框中的数字为水势，单位为 bar。外界溶液为纯水，故水势为零（以 0 表示）

4. 衬质势和吸涨作用

干燥种子极易吸水，这是因为干燥种子的细胞中，纤维素及细胞壁的其他组分都是亲水的，组成原生质的蛋白质，贮藏的淀粉等也是亲水的，而且都处于凝胶状态。这些物质的存在使得干燥种子有极强的吸涨作用（imbibition），种子中的亲水胶体有极强的“吸涨力”。

所谓的“吸涨力”，实质上就是一种水势，称为衬质势（matric potential，ψ_m）。衬质势是衬质（如蛋白质、纤维素等）中水的化学势。衬质势总是很负，例如豆类种子中胶体的衬质势常低于 -100 MPa，干燥的木材，明胶、土壤等的衬质势可达 -300 MPa。

严格地说，细胞的水势有 3 种组分，即渗透势，压力势和原生质胶体和细胞壁等的衬质势，即

$$\psi=\psi_\pi+\psi_p+\psi_m$$

其中，ψ_π 和 ψ_m 为负值，ψ_p 为正值。不过在一般情况下，ψ_m 可以忽略不计；在特殊情况下（如干燥种子），则 ψ 决定于 ψ_m。

（二）离子和分子的跨膜转运

离子和小分子的跨膜转运是植物生长所必需的，如植物的根就必须从土壤溶液中吸收各种矿质养分。其实植物体内的所有细胞都要从周围环境中吸收矿物质、糖类、代谢物及其他物质，又要将废物排出。所以物质的跨膜转运是细胞极其重要的活动。

如前所述，质膜、液泡膜和各种细胞器的膜都是以脂双层为基础的，亲水的分子和离子均不能透过。但是膜中有许多种蛋白质（膜蛋白）允许离子或分子通过，使得膜有选择透性。选择透性是细胞维持其稳态（即内环境的稳定）的必要条件之一。

极少数分子（如烷类等细胞所不需要的物质）可能通过简单的扩散作用进入植物细胞，但进入量也极少。几乎所有的离子或分子都是通过 3 类特殊的膜蛋白出入细胞的。这 3 类蛋白质是泵（pump），通道（channel）和载体（carrier）。如果离子或分子的跨膜转运是顺浓度梯度（即从高浓度一侧到低浓度一侧）而进行的，则称为被动转运（passive transport），不需要消耗能量 如果是逆浓度梯度而进行的，则需要消耗能量，称为主动转运（active transport）。经由通道的转运是被动的，经由载体的转运一般也是被动的，经由泵的转运则是主动的。

泵的转运速率最慢，每秒转运的分子或离子数以百计 载体的较快，以千计 通道的最快，可达每秒 $10^6 \sim 10^8$ 个离子。

1. 泵

泵是镶嵌在质膜的脂双层中的 ATP 酶。典型的泵就是质子泵，或称 H^+-ATP 酶。质膜上的质子泵其作用是利用 ATP 水解所释放的能量将细胞质中的 H^+ 运至细胞外（图 1－32），即使细胞外的 pH 比细胞内的低，这样，就可以维持细胞质中的 pH 稳定。液泡膜上也有专一的质子泵，其作用是将质子从 pH 较高的细胞质中泵至液泡中。液泡液的 pH 近于 5.5，比细胞溶胶的低 2 个 pH 单位。

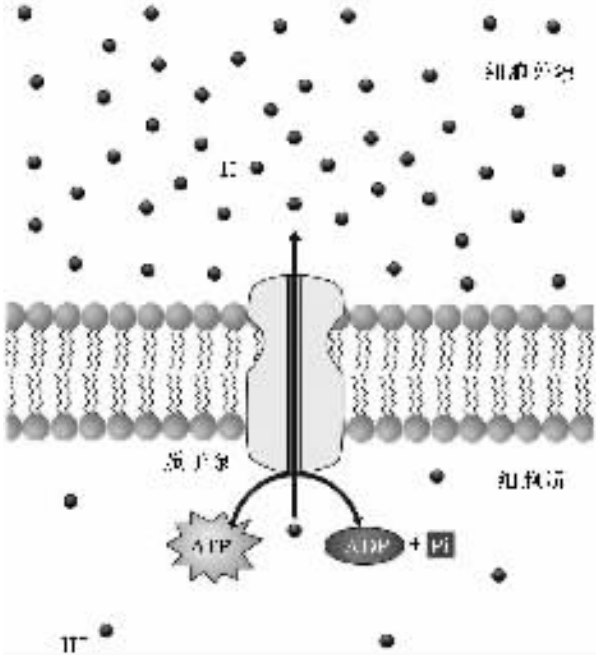


图 1－32　质子泵（自 Campbell 等）

2. 载体

载体只催化无机离子或有机小分子的定向跨膜转运。载体的一个特点是转运时有饱和现象,例如根细胞对离子的吸收速率有一个最大的极限值,如图 1－33 所示。

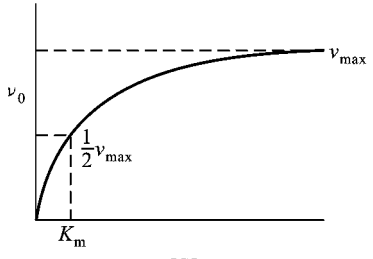


图 1－33 载体作用的动力学曲线(自布坎南等)

v_0 为反应速率,v_{max} 为最大速率,[S] 为溶物浓度,K_m 为米氏常数

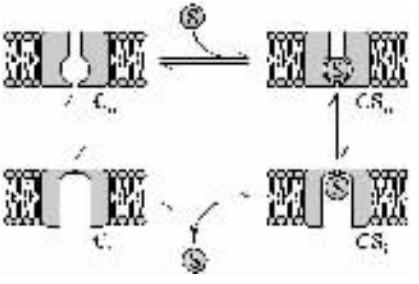


图 1－34 载体作用机制示意图(自布坎南等)

当被吸收的离子浓度(图中的[S])低时,载体与离子的结合限制着转运速率(v_0),所以 v_0 与[S]呈线性关系。随着[S]的增加,转运速率达到一个最大值(v_{max}),离子浓度再增加,转运速率也不再增加。这条曲线就是酶作用的动力学曲线。酶催化一个反应时的关键性变化是构象的变化,所以由此可以推测出,载体之所以能运送专一的离子或分子也是由于构象的变化。

图 1－34 是载体作用机制的示意图。C 代表载体。o 代表细胞外,i 代表细胞内,S 代表被转运的溶质。载体有两种构象,一种能与 S 结合,另一种不能与 S 结合。由于载体构象的变化,细胞外的 S 被运至细胞内,载体并不必移动位置。

根细胞质膜中的载体将 NH_4^+,NO_3^-,Pi(可能是 $H_2PO_4^-$),K^+,SO_4^{2-} 运至细胞内。一些重要的代谢物,如合成生物大分子所需要的单糖、氨基酸、嘌呤和嘧啶碱基等也是通过载体运入各种细胞。液泡膜中的载体则负责将许多种无机离子、蔗糖和氨基酸等由细胞质中运至液泡内。

利用分子生物学的方法,已鉴定出植物细胞质膜中的许多种载体,如糖类、氨基酸和无机离子(如 K^+ 和 SO_4^{2-})的载体。它们的相对分子质量为 4×10^4 ~ 5×10^4。

3. 离子通道

离子通道是生物膜中由蛋白质组成的孔道,它与离子泵不同,不允许离子逆浓度梯度流动,但能够灵活有效地控制离子的通过。自 20 世纪 80 年代中期以后,对植物离子通道的研究取得了很大进展,发现了质膜和液泡膜中的许多种通道,如 K^+ 通道、Ca^{2+} 通道等。

通道有“门”,门会因外界的信号而开启或关闭。经过通道的转运总是被动

的，因为通道的专一性决定于孔的大小和离子的电荷，而不决定于离子是否与通道发生专一的结合。决定通道专一性的是所谓通道蛋白上的“选择性过滤器”(selectivity filter)。图 1－35 是植物细胞质膜中 K^+ 通道的模型。这种通道蛋白是一个四聚体，由 α 和 β 两种亚基组成。α－亚基是主要的，其上有门和选择性过滤器。门是由碱性氨基酸组成的序列，富含正电荷，“关闭”时就能阻止带正电荷的钾离子通过。选择性过滤器是 α－亚基的另一个特殊部分，它只适于 K^+ 通过，好像一个专为 K^+ 设计的孔洞。另外，还有 β－亚基起调节作用。

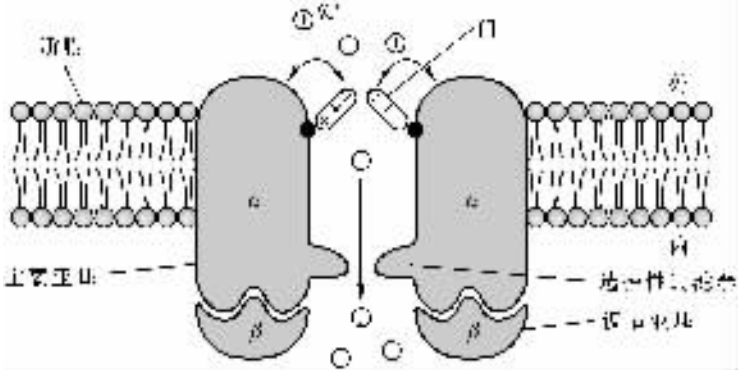


图 1－35　K^+ 通道模型(自 Taig 和 Zeiger Nant)

4. 同向转运和对向转运

如前所述，质子泵作用的结果是使膜(质膜或液泡膜等)两侧形成一个质子梯度，这个质子梯度就可能使另一种物质逆浓度梯度转运。这时可能发生的是同向转运(symport)或对向转运(antiport)，这两种转运都是主动转运。

图 1－36 就是这两种转运示意图。同向转运中，质子由细胞外(质子多)运至细胞内，同时底物 A 就随着 H^+ 一同进入胞内。催化这种转运的蛋白质称为同向转运体(symporter)。对向转运与此相反，H^+ 进入细胞的同时，另一种物质(例如

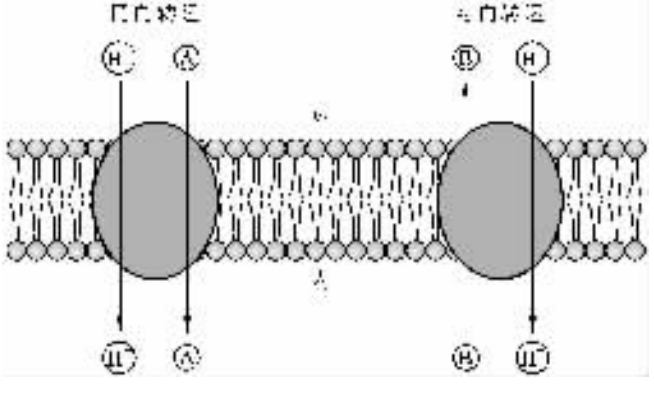


图 1－36　同向转运和对向转运示意图
(自 Taig 和 Zeiger)

Na^+）发生主动转运而被运出细胞，催化这种转运的蛋白质称为对向转运体（antiporter）。在这两种情况下，被转运的分子或离子都是逆浓度梯度而被转运，都是主动转运。

5. 水通道

决定水分出或入细胞的是细胞的水势，如前述。但是，水怎样穿过质膜和液泡膜，尚未讨论。现在已经清楚，水通过两种机制穿过膜。一种是通过脂双层的扩散。因为脂双层虽是疏水的，其中并非没有空间，水分子可以通过氢键在其中形成类似冰的结构，从而穿过膜。第二种机制是通过专一的水通道——水孔蛋白（aquaporin）。

水孔蛋白是一类膜蛋白，相对分子质量不大（$2.5\times10^4\sim3\times10^4$）。植物细胞的质膜和液泡膜中各有不同的水孔蛋白。根据来自动物的水孔蛋白的研究，这类蛋白质可能是四聚体，每个亚基上各有一个小孔，水分子可以从中穿过。

第三节 植物细胞的增殖

单细胞植物的细胞生长到一定阶段，细胞分裂成两个，以此进行增殖。在多细胞植物生长发育中，细胞分裂使细胞数目增多。多细胞植物的生殖也建立在细胞分裂的基础上。植物的生长发育、生殖繁衍与细胞分裂密切相关。

一、细胞周期

在真核细胞中有丝分裂（mitosis）是最主要的细胞分裂方式。在有丝分裂中，细胞中出现了染色体、纺锤丝，因而称之为有丝分裂。连续分裂的细胞从一次有丝分裂结束到下一次分裂结束所经历的全部过程称为细胞周期（cell cycle）。在19世纪末人们就发现了有丝分裂，而分裂期以外的时期在形态上变化不明显，被称为静止期。20世纪50年代，人们用放射性标记的磷酸盐浸泡蚕豆根尖后进行放射自显影，发现了“静止期”中有一个DNA合成的时间区段，明确提出了细胞周期的概念，静止期改称为分裂间期，将细胞周期划分为分裂间期与分裂期。

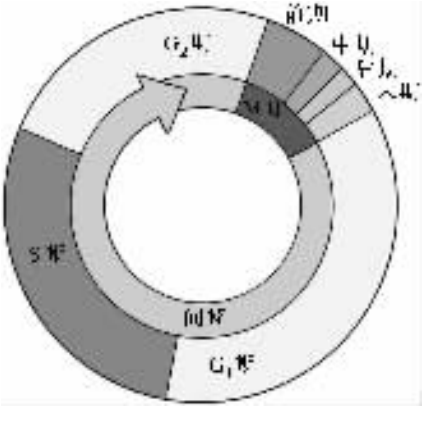


图1-37 细胞周期图解

（一）分裂间期

分裂间期（interphase）是从一次有丝分裂结束到下一次有丝分裂开始的一段时间。间期的细胞核有核膜、核仁、染色质。间期中发生复杂的生物化学事件。根据间期的生物化学事件将间期划分为复制前期（gap_1，简称G_1）、复制期（sythesis phase，简称S）、复制后期

(gap_2，简称 G_2)(图 1－37)。

1. G_1 期

是从有丝分裂结束到复制期之前的时期，这个时期的生物化学事件还不很清楚，但已知 G_1 期细胞中的 RNA 含量增加，还有一系列与细胞周期调控有关的蛋白质的合成。各种与 DNA 复制有关的酶在 G_1 期明显增加，线粒体、核糖体都增多了，内质网也在更新扩大，来自内质网的高尔基体、溶酶体等也都增加了数目。

2. S 期

是细胞核 DNA 复制开始到 DNA 复制结束的时期。这个时期的主要生物化学事件是遗传物质的复制。包括 DNA 的复制和组蛋白等染色体蛋白的合成。细胞核中 DNA 的复制是以半保留的方式进行的，在复制起点上 DNA 双链分开成两条单链，每条单链都作为复制的模板，合成与模板互补的另一条链。每一 DNA 分子上有多个复制起点。能形成多个“复制泡”，同时进行 DNA 的复制(图 1－38)。在正常情况下，两个子 DNA 是亲 DNA 的精确副本。但在射线或某些化学物质的作用下，复制过程可能出现差错，从而引起基因突变。植物育种学家利用这一特点，在航天器中搭载植物种子，从太空的宇宙射线和微重力诱变后的种子中选育出西瓜、甜椒等植物新品种。

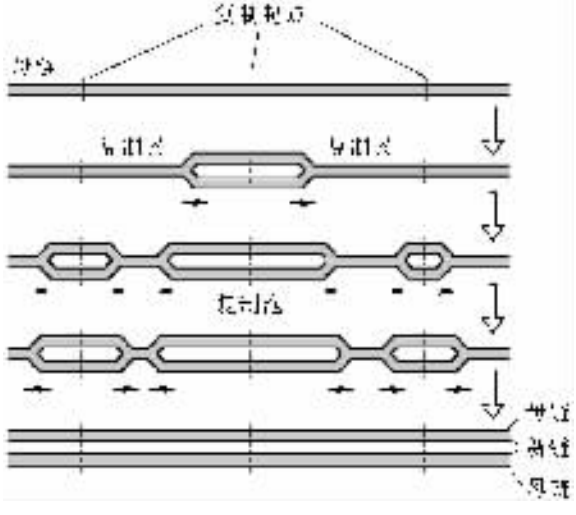


图 1－38　真核细胞染色体复制模式图(自朱玉贤等重绘)

DNA 分子上的几个临近的复制起点，从复制起点开始复制，以复制叉的方式向两侧推进，与相邻复制泡相遇，复制过程终止，最终形成两条 DNA 双链

在 S 期，细胞质中合成组蛋白，组蛋白合成后转运进入细胞核，与 DNA 链装配成核小体，染色质就这样进行了复制。

3. G_2 期

指从 S 期结束到有丝分裂开始前的时期。在这个时期，细胞对将要到来的分裂期进行了物质与能量的准备。微管蛋白以及一些与细胞分裂有关的物质也在此期大量合成。

（二）分裂期

细胞经过间期后进入分裂期，细胞中开始出现了染色体，又出现了纺锤丝，故称有丝分裂（mitosis）。细胞中已复制的 DNA 将以染色体的形式平均分配到两个子细胞中去。每一子细胞将得到与母细胞同样的一组遗传物质（详见本节‘有丝分裂’部分）。

（三）细胞周期的时间

不同物种、不同组织的细胞周期所经历的时间不同。在恒定条件下，各种细胞的周期时间相对恒定。细菌在适宜条件下，一般每 20 min 就分裂一次。但绝大多数真核生物的细胞周期都是时间较长的。例如紫露草（*Tradescantia virginiana*）根尖细胞的周期约为 20 h，其中分裂间期约 17.5 h（G_1 期 4 h，S 期 10.8 h，G_2 期 2.7 h），M 期 2.5 h（前期 1.6 h，中期 0.3 h，后期及末期 0.6 h）。

（四）周期性细胞、终端分化细胞与 G_0 期细胞

有些细胞一旦成熟，就不再分裂。如花粉粒中的营养细胞，在形成之后不再进行 DNA 的复制，即细胞周期停止于 G_1 期，因其脱离了细胞周期，可认为这是 G_0 期细胞。有些细胞如茎的皮层细胞通常不再进行细胞分裂，视为 G_0 期；但在发育到一定阶段，其中一些细胞，恢复分裂活动，转变为木栓形成层细胞，重新进入细胞周期。这些细胞在体外培养中也能恢复分裂能力，旺盛分裂成为愈伤组织。还有些细胞能够连续分裂，从不进入 G_0 期，属周期性细胞。例如植物根尖、茎尖的原分生组织细胞，在植物的一生中都保持着分裂能力，使植物不断生长。植物体内还有一些细胞是不可逆地脱离了细胞周期，失去分裂能力，为终端分化细胞，如韧皮部中的筛管分子。

细胞周期的准确调控对生物的生存、繁殖、发育和遗传均是十分重要的。对简单生物而言，调控细胞周期主要是为了适应自然环境，以便根据环境状况调节繁殖速度，以保证物种的繁衍。复杂生物的细胞则需面对来自自然环境和其他细胞、组织的信号，并作出正确的应答，以保证组织、器官和个体的形成、生长以及创伤愈合等过程能正常进行，因而需要更为精细的细胞周期调控机制。科学家发现，真核细胞内有一个调控机构，使细胞周期能有条不紊地依次进行。细胞周期受到一系列基因的调控，利兰·哈特韦尔（Leland Hartwell）等 3 名科学家发现了组成这个机构的关键分子调节机制，并分离出调控的基因及相关蛋白质——细胞周期依赖性蛋白激酶（CDK）和周期蛋白（cyclin），因而荣获 2001 年诺贝尔生理学或医学奖。

二、有丝分裂

在有丝分裂中，细胞核中出现染色体（chromosome）与纺锤丝（spindle fiber），故称有丝分裂。根据染色体的变化过程，人为地将有丝分裂分为前期（prophase）、中期（metaphase）、后期（anaphase）和末期（telophase）。在核分裂进入后期或末期时，经胞质分裂（cytokinesis）将细胞分成两个子细胞。两个子细胞与母细胞有着相同的遗传信息。

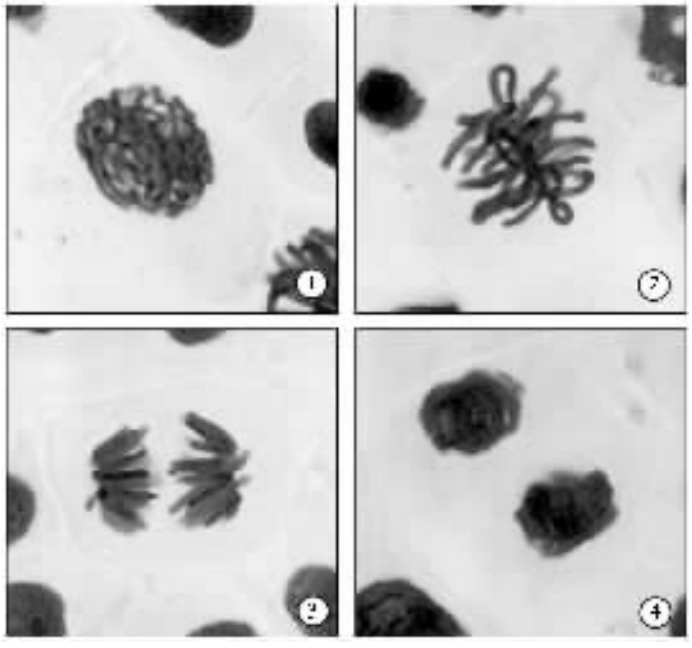


图 1－39　洋葱根尖细胞的有丝分裂过程
1. 前期　2. 中期　3. 后期　4. 末期

（一）有丝分裂的过程

1. 细胞核分裂

（1）前期（prophase）　间期细胞进入前期的最明显变化是细胞核中出现了染色体。染色体逐渐变短、变粗，核仁渐渐解体消失。在前期较晚些时，双层的核膜开始破碎成零散的小泡，细胞中央原先细胞核所在的位置上开始出现纺锤体的形态（图 1－39，图 1－40）。

（2）中期（metaphase）　染色体继续聚缩变短，所有染色体都排列到纺锤体的中央，它们的着丝粒都位于细胞中央的同一个平面，即赤道面（equatorial plane）上。中期的染色体缩短到最小的程度，是观察与研究染色体的好时期（图 1－39，图 1－40）。

（3）后期（anaphase）　各染色体的着丝粒在中期就已分为两个了，所以中期以后各染色体的两个单体实际已是两个独立的染色体了。一对染色体上的着丝粒彼此分开，形成两个独立的染色体，细胞内的染色体就

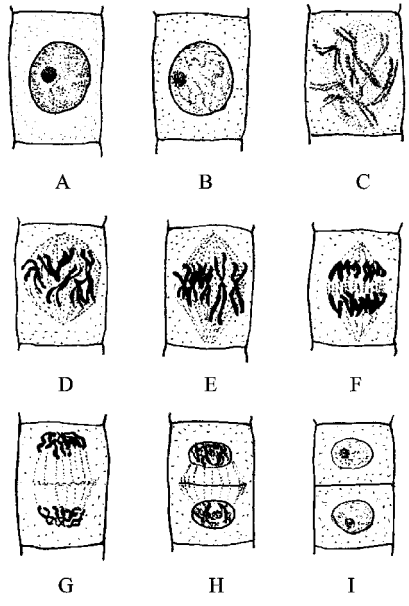


图 1－40　植物细胞有丝分裂图解
A. 间期　B～D. 前期　E. 中期　F. 后期
G～H. 末期　I. 两个子细胞

成为相同的两组，分别向着两极移动（图 1－39，图 1－40）。

（4）末期（telophase） 分离的两组染色体分别抵达两极时，动粒微管消失。极微管进一步延伸，使两组染色体的距离进一步加大。在两组染色体的外围，核膜重新形成，染色体伸展延长，最后成为染色质。核仁也开始出现。至此，细胞核的有丝分裂结束（图 1－39，图 1－40）。

2. 胞质分裂

在后期或末期，细胞质开始分裂。在植物中，细胞质的分裂是在细胞内部形成新的细胞壁，将两个子细胞分隔开来。在细胞分裂的晚后期和末期，残留的纺锤体微管在细胞赤道面的中央密集，微管以平行方式排列成圆柱状结构，称为成膜体（phragmoplast）。在成膜体围起来的中间部分，集中了带有细胞壁前体物质的高尔基体或内质网囊泡，它们在赤道面上彼此融合而成有膜包围的平板，即细胞板（cell plate）。囊泡中的多糖被用来制造初生细胞壁和胞间层。囊泡的膜则在初生细胞壁的两侧形成新的细胞膜。由于两个细胞膜来自共同的囊泡，因而两膜之间有许多管道相通。这些管道即是胞间连丝，使相邻细胞的细胞质相互沟通。高尔基体或内质网囊泡继续向赤道面集中、融合，使细胞板不断向外延伸，最后达到细胞的外周而与原来的细胞壁、细胞膜连接起来。此时，两个子细胞就完全被分隔开了（图 1－41）。

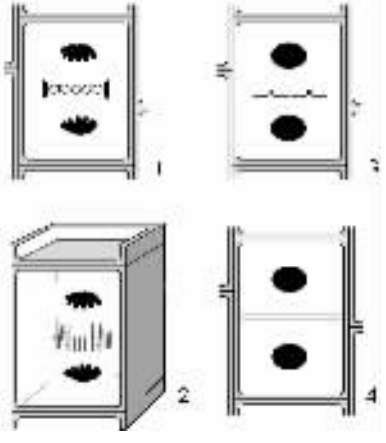


图 1－41 高等植物胞质分裂图解

1. 有丝分裂末期高尔基小泡云集于赤道板
2. 第 1 图的立体结构，示有丝分裂末期呈环状排列的纺锤体微管 3. 小泡融合而成细胞板
4. 生成新的细胞壁和细胞膜

在早前期时，微管环绕着未来分裂时的赤道面排列在细胞壁之内，形成早前期微管环带，随细胞分裂的进行，环带微管解聚，形成分散在细胞质中的一个大的微管蛋白分子库，而供组装纺锤体之用（图 1－42）。早前期微管环带的位置与以后的细胞分裂的方向有密切的关系，植

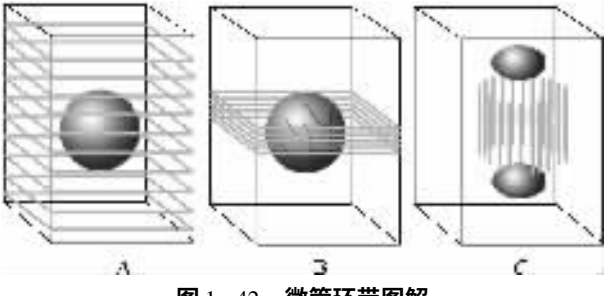


图 1－42 微管环带图解

A. 间期细胞，微管环绕细胞长轴均匀分布 B. 在有丝分裂早前期出现微管环带
C. 新细胞壁的形成与早前期微管环带的位置有关

物细胞的新细胞壁就出现在早前期微管环带的位置上。

（二）染色体与纺锤体

1. 染色体的结构

由于染色体已经过复制，一条 DNA 双链复制成为两条，每个染色体实际上含有两条并列的染色单体（chromatid），每一染色单体含一条 DNA 双链。中期的染色单体在着丝粒（contromere）部位结合。着丝粒位于染色体的一个缢缩部位，即主缢痕（primary constriction）中。着丝粒是异染色质，是染色体复制时最后复制的部分。着丝粒和主缢痕在各染色体上的位置对于每种生物的每一条染色体来说是确定的；或是位于染色体中央而将染色体分为两部分，称为臂，或是偏于染色体的一端（图1－43）。

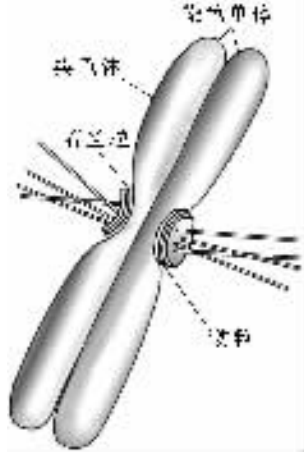


图 1－43　染色体结构模式图
（自陈阅增等重绘）

染色质中的 DNA 长链经四级螺旋、盘绕最终包装成为染色体，其长度被压缩了 8 000 ~ 10000倍。这有利于细胞分裂中染色体的平均分配。

染色体的结构通常是稳定的，但在射线和其他理化因素的作用下有可能发生断裂。断裂的染色体可以重接恢复原有的结构。但可能会有一部分发生错误，出现染色体结构变异。

2. 纺锤体

有丝分裂时，细胞中出现了由大量微管组成的、形态为纺锤状的结构，称纺锤体。组成纺锤体的微管呈细丝状，称纺锤丝。在纺锤体中的微管有些是从纺锤体一极伸向另一极的，称极性微管。还有一些纺锤丝与染色体着丝粒相连。着丝粒由特殊的 DNA 序列构成的，两条染色单体上着丝粒紧密并列，在每一着丝粒的外侧还有一蛋白质复合体组装其上，称为动粒（kinetochore），其上连接着的微管为动粒微管。这些微管从染色体的两侧分别向相反方向延伸达细胞两极。纺锤体中还有一些微管既不与着丝粒相连，也不与细胞两极相连，称中间微管。通常在植物细胞中没有中心粒，不形成星体，因而没有星体微管。

在有丝分裂的后期，动粒微管缩短，牵引着染色体向细胞的两极移动。

3. 染色体数目

各种生物染色体的数目是恒定的。如玉米有 20 个或 10 对染色体（表 1－1），即有两个染色体组。体细胞中含有两个染色体组的植物个体，就叫二倍体。植物中，染色体数目倍增成为多倍体。如香蕉是三倍体，马铃薯是四倍体。正常的二倍体植物在加倍后，细胞与器官的体积加大，细胞内含物的含量也增加。近年我国科学家培育的具有 57 条染色体的三倍体毛白杨（二倍体的毛白杨是 38 条染色体），速生、抗逆、适应性强，成为国家科技成果重点推广项目。

表 1-1 几种植物细胞染色体数

植物种类	学 名	染色体数目($2n$)
白菜	*Brassica oleracea*	18
黄瓜	*Cucumis sativus*	14
花生	*Arachis hypogaea*	40
向日葵	*Helianthus annuus*	34
番茄	*Lycopersicum esculenium*	24
玉米	*Zea mays*	20
小麦	*Trilicum aeslivum*	42
洋葱	*Allium cepa*	16

秋水仙素能抑制纺锤丝形成,常被用于进行染色体加倍。减数分裂可以减少细胞中染色体的倍数。减数分裂后所形成的单倍体的细胞可以被培养成单倍体的植株。单倍体植株往往弱小、不育。低剂量的射线作用于减数分裂中的细胞,可以产生染色体数目的异常,成为非整倍体。这类染色体数目的变异会使植物有异常的性状。

三、无丝分裂

无丝分裂(amitosis)又称直接分裂,在无丝分裂中核内不出现染色体与纺锤体,没有像有丝分裂那样复杂的形态变化。

无丝分裂有多种形式,常见的方式是横缢式,此外还有芽生、碎裂、劈裂等多种方式。

无丝分裂速度快,消耗能量少,过去认为无丝分裂是在不正常状态下才出现的,现在发现,植物体在胚乳形成、表皮发育、胚中的子叶发育过程中都有无丝分裂,在愈伤组织的细胞分裂中也有大量的无丝分裂。原核生物细胞分裂的方式是无丝分裂。对无丝分裂的生物学意义还应进一步研究。

四、减数分裂

在高等植物产生孢子时会发生减数分裂(meiosis)。这是一种特殊的细胞分裂。

减数分裂前,细胞核的 DNA 经过复制。在减数分裂中,核中也要形成染色体并出现纺锤体。减数分裂的过程包括了两次连续进行的细胞分裂,最后形成 4 个单倍体的子细胞。减数分裂与受精作用在植物的生活周期中交替进行,使植物一方面能接受亲本双方的遗传物质而扩大变异,增强适应性,一方面能保证细胞中的染色体数目维持恒定,保证遗传的稳定性。

（一）减数分裂的过程

在进入减数分裂期前的间期，细胞核中已经发生了染色体的复制。

1. 减数分裂第一次分裂（减数分裂Ⅰ）

（1）前期Ⅰ（prophase Ⅰ）　细胞核在减数分裂的前期Ⅰ发生了一系列复杂的变化。根据染色体的形态变化，前期Ⅰ可划分为5个时期。

① 细线期（leptotene）　染色体开始出现，是很细的丝状。这时每条染色体与有丝分裂时一样有两条染色单体，也在着丝粒处相连。在这个时期中染色体将逐渐缩短变粗。

② 偶线期（zygotene）　也称合线期。这个时期中会出现不同于有丝分裂的现象 细胞核中的同源染色体两两配对，称为联会（synapsis）。如洋葱细胞中原有16条染色体，此时组成了8对，每对中有4条染色单体，构成一个单位，称为四价体或四联体（tetrad，也有人译作四分体，因易与减数分裂后形成的四分体混淆，这里不用这一译法）。

③ 粗线期（pachytene）　染色体缩短变粗，在四价体上可看到染色单体发生交叉，可在一染色体上有若干个交叉点，这种现象的本质是同源染色体之间发生了染色体区段的交换。也就是说，交换后，染色体的区段之间发生了遗传基因的重组，图1－44说明了交换发生在两个杂合体基因之间的基因重组。

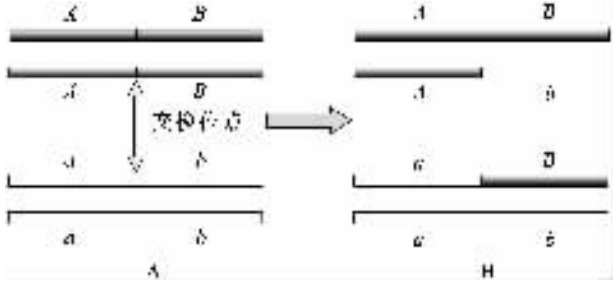


图1－44　染色体区段交换中的基因重组

A. 交换前的一对同源染色体　B. 交换后发生了基因重组

④ 双线期（diplotene）　染色体继续缩短变粗，此时的交叉很明显。

⑤ 终变期（diakinesis）　染色体缩至最小长度，细胞核中的核仁、核膜消失。

（2）中期Ⅰ　与有丝分裂相同的是染色体也排在细胞的赤道板上，形成纺锤体 不同于有丝分裂的是，同源染色体是配对的，在中期Ⅰ不分开（图1－45）。

（3）后期Ⅰ　进入后期，同源染色体分开，每对同源染色体分开后分别进入两极，在每极中，染色体的数目只有原来的一半。各对非同源染色体自由组合地进入赤道板两侧（图1－45）。

（4）末期Ⅰ（图1－45）　染色体渐渐变为染色质，核仁核膜出现。此时染色体数目是母细胞的一半。

2. 减数分裂第二次分裂（减数分裂Ⅱ）

从减数分裂Ⅰ到减数分裂Ⅱ，细胞中没有进行 DNA 复制，很快进入第二次分裂，这次分裂实际上是一次普通的有丝分裂，减数分裂二分体中每一染色体的两条染色单体，分别进入细胞两极，最终形成单倍体的子细胞。这样，经过一次染色体的复制和两次连续的细胞分裂，形成了 4 个单倍体的子细胞。

由于有同源染色体的配对，使同源染色体能准确地分配到 4 个子细胞中，保证子细胞能得到一半的染色体，从而确保了遗传的稳定性。联会与交换中发生的基因重组以及非同源染色体进入子细胞时的自由组合提供了重组的机会，因而能够产生多种类型的配子，丰富了植物的遗传多样性。

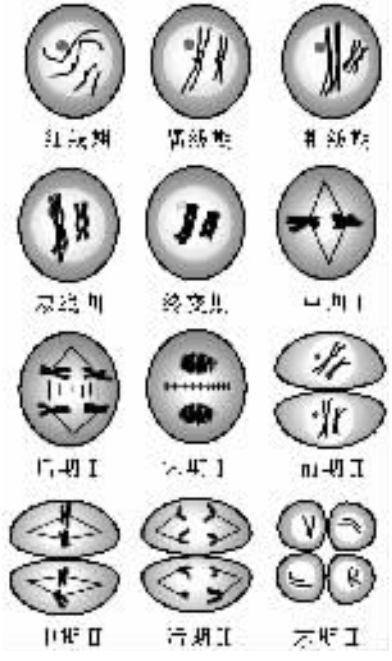


图 1-45 减数分裂过程图解

（二）发生减数分裂的时间与产物

高等植物在产生孢子时进行减数分裂，形成 4 个孢子（第五章）。如被子植物在花药和胚珠中进行减数分裂，产生大、小孢子，蕨类与苔藓植物孢子囊里的细胞减数分裂产生孢子。低等植物中，有的是在产生配子时进行减数分裂，如鹿角菜；有的是在产生孢子时进行减数分裂，如海带（*Laminaria japonica*）；有的是在合子萌发时进行减数分裂，如衣藻属（*Chlamydomonas*）。

配子作为减数分裂产物，染色体数目减半。一对杂合的等位基因 *A*/*a* 在进入配子时会发生分离，形成的具 *A* 基因和 *a* 基因的配子数目相等。这就是遗传学奠基人 Mendel 的基因分离规律。当两对等位基因，杂合的等位基因 *A*/*a*、*C*/*c* 位于非同源的两对染色体上时，进入配子时会以自由组合的方式产生 4 种配子：*AC*、*Ac*、*aC*、*ac*。而当两对等位基因 *AaBb* 位于同一条染色体上时，就称其为连锁基因。其中，其因 *A* 和 *B* 连锁于一同源染色体上，其因 *a* 和 *b* 连锁于同源的另一条染色体上，减数分裂后，*A* 和 *B* 有较多的机会出现在同一个配子中，而 *a* 和 *b* 基因也有较多的机会进入同一配子。通过染色体区段交换产生的 *Ab* 和 *aB* 配子只占少数，这就是摩尔根在 20 世纪初所发现的基因连锁遗传规律。

植物细胞的全能性

植物细胞全能性的概念是 1902 年由德国著名的植物学家 Haberlandt 首先提出的。他认

为,高等植物的器官和组织可以不断分割直至单个细胞,每个细胞都具有进一步分裂和发育的能力。他写道“我相信,人们可能成功地培养体细胞或人工胚。”并提出一个大胆的设想:从一个体细胞可以得到人工培养的胚。

植物细胞的全能性是指体细胞(植物组织或器官的体细胞或花粉等性细胞)可以像胚胎细胞那样,经过诱导能分化发育成为一株植物,并且具有母体植物的全部遗传信息。植物体的所有细胞都来源于一个受精卵的分裂,当受精卵均等分裂时,染色体进行复制,这样分裂形成的两个子细胞里均含有和受精卵同样的遗传物质——染色体。因此,经过不断的细胞分裂所形成的千千万万个子细胞,尽管它们在分化过程中会形成根、茎、叶等不同器官或组织,但它们具备有相同的基因组成,都携带着亲本的全套遗传特性,即在遗传上具有“全能性”。因此,只要培养条件适合,离体培养的细胞就有发育成一棵植株的潜在能力。

为了验证自己的设想,Haberlandt 对一些单子叶植物的叶肉细胞进行了培养。遗憾的是,在培养中连细胞分裂的现象也没有观察到。此后,有不少人在继续做类似工作。由于当时的科学技术水平有限,并受到试剂、药品等种种条件限制和人们对细胞生理系列化知识的贫乏,实验均未能达到预期的效果。

随着细胞和组织培养技术的不断发展,在细胞悬浮培养的实验基础上,1958 年 Steward 等用打孔器从胡萝卜肉质根中取出一块块组织放在加有各种植物激素的培养基上诱导产生愈伤组织,以后又将愈伤组织转入液体培养基内,并把培养瓶放在缓慢旋转的转床上进行旋转培养,使培养瓶内的细胞分裂增殖并游离出了大量的单个细胞,由这些单个细胞再进一步分裂增殖,形成了一种类似于自然种子中胚的结构,称胚状体或类胚体。将胚状体种在试管内的琼脂培养基上,胚状体进一步发育长成为胡萝卜植株,移栽后可开花结实,地下部分长出肉质根。

这一重大突破有力地论证了 Haberlandt 提出的细胞“全能性”的设想。至今,大约已有上千种植物通过对它们根、茎、叶、花、果的培养形成了植株。这些成就从广泛的实验基础上有力地验证了植物细胞“全能性”的理论。

参考文献

[1] 桂耀林,马诚. 植物组织培养. 北京:科学出版社,1985

[2] 孙敬三,桂耀林. 植物细胞工程实验技术. 北京:科学出版社,1995

[3] Steward F C, Mapes M O, Kent A E. Carrot plants from cultured cells: new evidence for the totipotendy of somatic cells. Amer. J Bot, 1963, 50: 618

(桂耀林　中国科学院植物研究所　研究员)

第四节　植物细胞的生长、发育、分化与信号转导

在多细胞植物中,个体的生长不仅是细胞数目的增多,也与细胞的生长有密切的关系。在细胞的生长中也伴随着细胞的分化。虽然植物体有些细胞能长久保持分裂能力,但由其分裂产生的细胞中有相当多的细胞不再分裂。

一、植物细胞的生长

细胞分裂后,子细胞的体积只有母细胞一半大,分裂后的细胞生长到母细胞一

样大时有的继续分裂,有的不再分裂,但还进一步生长。在生长过程中细胞的体积可增加数十或数百倍。

二、植物细胞的发育

细胞在生长中,还伴随着发育过程,它们不仅是发生体积上的变化,还有一定的形态变化及生理变化。如有些细胞长成细长的形状,有些变成扁平状,而且一般都会产生大的中央液泡。又如有些细胞在生长发育中发生了细胞壁的增厚,成为植物体的支持结构,有些细胞中叶绿体数目增多,有很强的光合作用能力。细胞的这些生长发育的结果是细胞发生了分化(differentiation)。分化的细胞有其特定的形态和生理功能,伴随着细胞的分化,植物组织器官也逐渐发育成熟,行使其特定的生理功能。植物细胞生长发育到一定阶段,也会衰老死亡。植物的落叶实际上是细胞衰老死亡的表现。

三、植物细胞的分化

植物的个体发育过程就是细胞分裂与分化的过程。从受精卵发育成植株,最初形成一团形态相同或相近的细胞,后来长成由多种形态、结构、功能各异的细胞组成的植物体。细胞分化的过程是复杂的,为什么来自于一个细胞,有着相同遗传基础的细胞会变得如此不同?这是许多生物学工作者研究的重要课题。在对生命活动的本质已有很多了解的今天,人们认识到分化的本质是不同的细胞中有不同的遗传信息表达。

长期以来,很多学者对植物细胞的分化和植物的发育进行研究,发现了细胞分化受到细胞内外诸多因子的影响,如细胞的极性、细胞在植物体内的位置、激素和某些化学物质的作用,还有外界的环境因子如光照、温度、水分等也会在一定程度上影响植物体内的细胞分化和发育。植物组织细胞与原生质体培养的技术的建立与发展,为研究细胞分化与发育提供了更精确的实验手段。近年来分子生物学的兴起与发展推动了植物生长发育分化的研究,开始了从分子水平上认识发育与细胞分化,例如在花器官发生中的基因表达及基因之间相互作用的研究已成为花发育的研究热点,植物发育生物学正在发展为一门新兴学科。

四、细胞信号系统和信号转导

对于多细胞生物来说,细胞的生长、分裂、分化,甚至死亡都依赖于细胞间精细的通信网络的调控。特别是高等动植物由数以亿计的细胞组成,各种特化的细胞既有着明确的分工又必然要保持相互间的协调,这涉及到信号分子的传递,靶细胞通过受体感受信号,以及胞内对信号的转导,并最终使细胞产生特异性的反应。这是生物体中一种十分复杂又高度有序的重要的生命活动。细胞信号转导的研究主

要是在动物细胞中进行的，现已知的结果主要来自于动物细胞。近年来，植物细胞信号系统的研究也日益受到了人们的关注，并取得了一定的研究成果。

化学信号分子可与细胞内或细胞表面的受体相结合形成复合体，并将受体激活，激活的受体可将外界信号转换成细胞能感知的信号，从而使细胞对外界信号作出相应的反应，这种由细胞外信号转换为细胞内信使的过程称为信号转导。细胞间信号分子传递方式有多种，如膜结合信号的传递，即信号分子结合在细胞的质膜上，通过细胞间的直接接触将信号传递给靶细胞。与质膜结合的信号分子在整个信号分子中所占比例较小，大多数信号分子合成后，由细胞分泌出来，经过一定的距离到达靶细胞，这种信号传递方式是胞间通讯的最主要的途径。

信号分子的组成与结构有很多种类，根据其溶解性，信号分子可分为亲脂性和亲水性两类。亲脂性小分子的主要代表是甾类激素和甲状腺素，它们相对不溶于水，在血液转运过程中与特殊的载体蛋白结合。这些信号分子可穿过细胞质膜与胞内信号分子受体结合。亲水性信号分子包括神经递质，生长因子、细胞因子、局部化学递质和大多数激素，它们不能穿过靶细胞质膜的双脂层，仅能与细胞表面上的特殊受体相结合。

每种信号分子都有其特定的靶细胞，这种特异性是由信号分子与靶细胞中的受体共同决定的，因此对于一种信号分子来说，它能使哪种细胞产生效应是确定的，反过来，一种细胞能接受哪些信号分子的调控也是确定的。在多细胞生物体中，任何一种细胞都会从所处的环境中接触到很多种不同的信号分子，这些信号或呈溶解状态，或结合在邻近细胞表面，以多种方式发挥作用。细胞根据自身的特点对各种信号作出相应的反应，并通过对一系列信号的反应决定细胞的命运，细胞或增殖，或分化，或凋亡，或产生某些特定功能。细胞对其环境作出反应的方式是多种多样的，它们通过接受特定组合的信息而作出反应，这样，同一种信号分子常常对不同的靶细胞产生不同的作用。

植物细胞信号转导的基本特征与动物细胞是相似的，除此之外还有些自身的特点，主要是植物生长环境中的刺激因子所引发的信号转导。当环境刺激作用点与效应点处在植物体的不同部位时，就必须由胞间信号传递信息。例如重力作用根冠细胞造粉质体，使根的伸长区产生反应，并由 IAA 传递信息；土壤干旱引起地上部叶片气孔关闭时，由 ABA 等传递信息；叶片虫咬伤害引起周身性反应，可能是由寡聚糖和 ABA 传递信息。光信号转导一直是植物细胞信号转导最活跃的领域。光作为重要的环境信号，对植物生长起着广泛而深刻的调节作用。它的主要作用方式是，首先被植物细胞中的光受体接受，然后通过转导形成胞内第二信使，并通过信号通路的传递调节光形态建成反应。

细胞中所有信号转导通路都不是完全独立的，而是存在着密切的相互关系，它们通过相互作用，相互协调，共同调控着细胞的生命活动，细胞中存在的是一个信号调控网络，这个网络即精巧又复杂。

第五节 植 物 组 织

单细胞植物仅由一个细胞构成完整的植物体。该细胞独立完成各种生命活动,细胞分裂后彼此分开,独立生活。

多细胞植物的个体发育是从受精卵开始的,细胞分裂后分化成多种不同组织,具有不同的生理功能,合作完成植物体的生命活动。

一、组织与器官的概念

在个体发育中,具有相同来源的细胞(由一个细胞或同一群有分裂能力的细胞)分裂、生长与分化形成的细胞群称为组织(tissue),组织中仅有一种细胞类型的称为简单组织(simple tissue),组织中有多种细胞类型的称为复合组织(complex tissue)。

由不同的组织按一定的规律构成了器官(organ)。种子植物体六大器官是根、茎、叶、花、果实和种子,各有一定的形态结构和生理功能。

二、植物组织的类型

种子植物的组织结构是植物界中最为复杂的,按照其发育特点,植物组织可分为两大类:分生组织和成熟组织。种子植物在胚胎发育时期,细胞都有强的分裂能力,在后来的生长发育过程中细胞陆续分化而失去分裂的能力,成为有特定功能的细胞,即成熟组织,按其功能又可以分成营养组织、保护组织、输导组织、机械组织、分泌组织等。

(一) 分生组织

具有分裂能力的植物细胞群。在成熟的植物体内,总保留一部分不分化的细胞,它们终生保持分裂能力。由于分生组织(meristem,meristematic tissue)的存在,种子植物的个体总保持生长的能力或潜能。有些分生组织处于潜伏状态,只在条件适宜时才活跃起来,如腋芽内的分生组织(图 1-46)。

1. 顶端分生组织

植物的根尖、茎端有分生组织,称为顶端分生组织(apical meristem)。它们是从胚胎中保留下来的,细胞是等直径的,体积较小,细胞核相对较大,细胞质浓厚,液泡不明显。顶端分生组织的细胞多为横分裂,即子细胞沿根或茎的长轴方向排列,沿根与茎的长轴方向增加了细胞的数目。从根顶端分生组织分裂产生的细胞,有的继续分裂,保持着很强的分裂能力,有的生长并渐渐发生分化,最终失去了分裂能力成为成熟组织。

根据其细胞分化的程度,顶端分生组织可分成两类:原分生组织(promeristem)

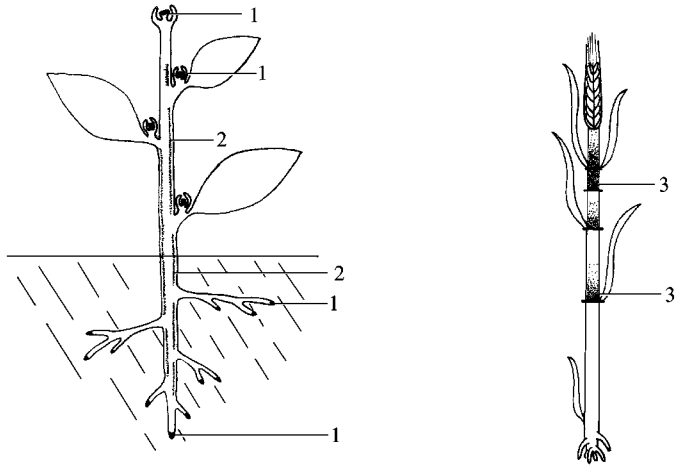


图 1－46　植物体中分生组织的分布示意图

1. 顶端分生组织　2. 侧生分生组织　3. 居间分生组织

和初生分生组织(primary meristem)。原分生组织是从胚胎中保留下来的,具有持久的分裂能力,位于根、茎顶端的最前端。初生分生组织由原分生组织衍生,在形态上已出现了初步分化,具有分裂能力。

2. 侧生分生组织

在一些植物根、茎等器官中,靠近表面的,与器官长轴平行的方向上,有呈桶形分布的分生组织,称为侧生分生组织(lateral meristem)。侧生分生组织包括形成层(cambium)、木栓形成层(cork cambium)。侧生分生组织的细胞多是长的纺锤形细胞,有较为发达的液泡,细胞与器官长轴平行。侧生分生组织的细胞分裂方向与器官的长轴方向垂直。这种分生组织的活动使根、茎长粗。

侧生分生组织往往是由已分化的细胞恢复分裂能力,转变为分生组织的,这种分生组织是次生分生组织(secondary meristem)。木栓形成层是典型的次生分生组织(详见第二章)。

单子叶植物中一般没有侧生分生组织,一般不会进行加粗生长。

3. 居间分生组织

在有些植物发育的过程中,在已分化的成熟组织间夹着一些未完全分化的分生组织,称为居间分生组织(intercalary meristem)。居间分生组织属于初生分生组织。在玉米、小麦等单子叶植物中,居间分生组织分布在节间的下方,它们旺盛的细胞分裂活动使植株快速生长、增高。韭菜和葱的叶子基部也有居间分生组织,割去叶子的上部后,叶还能生长。

(二) 成熟组织

分生组织分裂而来的细胞失去了分裂能力,发生了分化,成为各种成熟组织(mature tissue),也称为永久组织(permanent tissue)。不同的成熟组织细胞分化程度是有差别的。有的成熟组织中的一些分化程度低的细胞会发生脱分化,重新转

为分生组织。

1. 保护组织

覆盖于植物体表,起保护作用的组织,称保护组织(protective tissue)。保护组织能减少植物失水,防止病原微生物的侵入,还能控制植物与外界的气体交换。保护组织分为表皮(epidermis)和周皮(periderm)。

(1) 表皮 叶、幼茎及花、果的表面有一层表皮。表皮一般都是一层细胞,有时也可由多层细胞所组成。例如在干旱地区生长的植物,叶表皮就常是多层的,这就有利于防止水分的过度蒸发。表皮细胞大多扁平,形状不规则,彼此紧密镶嵌,排列紧密而成一细胞薄层。表皮细胞与分生组织细胞显著不同:细胞质少,液泡大,液泡甚至占据细胞的中央部分,而核却被挤在一边。叶、茎等的表皮层外面有角质层,其上还可覆盖以蜡质,可防止过分失水,也可以保护植物免受真菌等寄生物侵袭。叶表皮上有气孔器,气孔器由两个保卫细胞及围成的气孔组成,保卫细胞中有叶绿体,很容易与不含叶绿体的表皮细胞区别。保卫细胞有调节气孔开关的能力(图 1-47)。

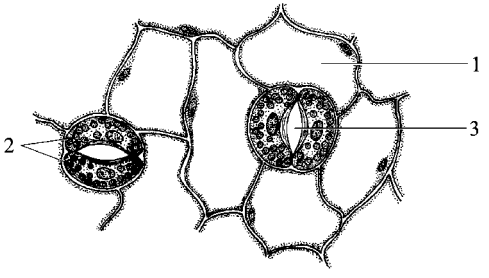


图 1-47 植物叶表皮与气孔器

1. 表皮细胞 2. 保卫细胞 3. 气孔

表皮细胞与外界相邻的一面,在细胞壁外表覆盖着一层角质层,角质层是由疏水物质组成,水分很难透过角质层。角质层也能有效地防止微生物的侵入。不同植物的表皮细胞形态特点与发育规律是有差别的。角质层上也会存有一定的缝隙。

(2) 周皮 裸子植物、双子叶植物的根、茎等器官在加粗生长开始后,表皮逐渐被周皮替代,由周皮行使保护功能。周皮是次生保护组织,由多层细胞组成,木栓形成层参与周皮的形成(详见第二章)。

2. 薄壁组织

薄壁组织(parenchyma tissue)的细胞壁通常较薄,一般只有初生壁而无次生壁。由于植物体各种器官根、茎、叶、花、果实以及种子中都含大量的薄壁组织,故又称基本组织(ground tissue)。

薄壁组织细胞的细胞质少,液泡较大,常占据细胞的中央。细胞排列松散,有细胞间隙。叶中的薄壁组织细胞还含叶绿体,构成栅栏组织和海绵组织,光合作用在这些细胞中进行,因此有光合作用能力的薄壁组织又称为同化组织(assimilating tissue)。果实、种子中的薄壁组织能够贮藏营养,称贮藏组织(storage tissue)。在贮藏组织中常可见淀粉粒、脂滴等贮藏物质。柿胚乳是一种特殊的贮藏组织,其细胞壁厚,为半纤维素物质构成,在萌发时被分解。有些植物如仙人掌、龙舌兰等生于干旱环境,其中有些细胞具有贮藏水分的功能,这类细胞往往有发达的大液泡,其中溶质含量高,能有效地保存水分,这类薄壁组织细胞为贮水组织

（aqueous tissue）。水生与湿生植物体内的薄壁组织细胞间隙发达，形成气道或气腔，在体内形成了一个发达的通气系统，称为通气组织（aerenchyma）（图 1－48）。

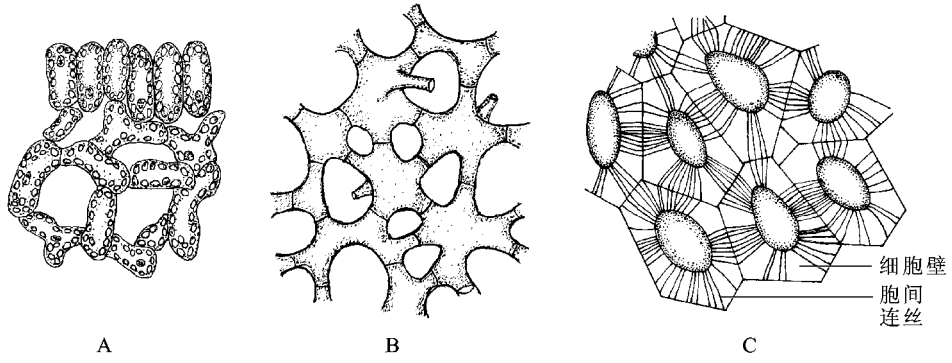


图 1－48　几种薄壁组织（杨萌绘制）

A. 叶肉的同化组织　B. 通气组织　C. 柿胚乳——一种特殊的贮藏组织

20 世纪 60 年代，在电子显微镜下，发现了小叶脉附近还有一类薄壁细胞，其细胞壁向内形成指状突起，质膜沿其表面分布，表面积大大增加。这种细胞的细胞质浓厚，富含线粒体等，与相邻细胞之间有发达的胞间连丝，能迅速地从周围吸收物质，也能迅速地将物质向外转运，这类细胞称为传递细胞（transfer cell）（图 1－49）。后来发现，在植物体内很多组织和器官中都存在类似的细胞，如胚发育过程中的胚柄、胚囊中的反足细胞和中央细胞等。

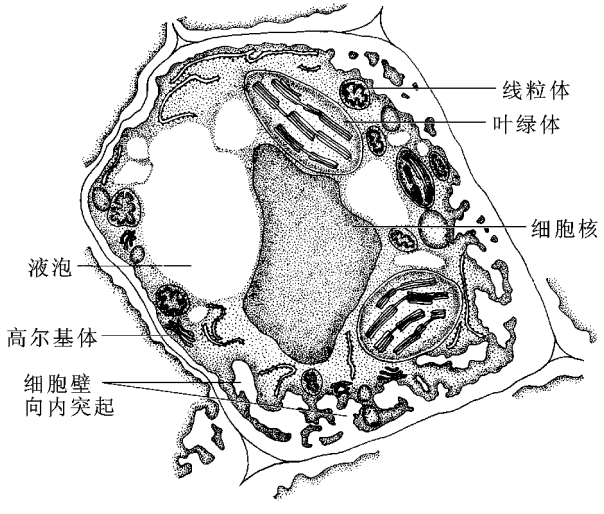


图 1－49　菜豆初生木质部中的传递细胞
（杨萌绘制）

薄壁细胞在成熟组织中分化程度较低，有很强的分生潜能，在植物受伤后薄壁细胞受到刺激，恢复分生能力，可产生一团愈伤组织。在人工进行植物组织培养时，薄壁细胞能恢复分裂能力，迅速增殖。

3. 机械组织

机械组织（mechanical tissue）的细胞具有加厚的细胞壁，是植物体内的支持组织。植物从水生过渡到陆生环境后，需要较强的支持力量。能很好地适应陆生生活的种子植物体内机械组织十分发达。机械组织可分为厚角组织和厚壁组织两类。

（1）厚角组织　厚角组织（collenchyma tissue）是支持力较弱的一类机械组织。多分布在幼嫩植物的茎或叶柄等器官中，起支持作用，如芹菜叶柄中的厚角组织。厚角细胞是长形的细胞，一般比薄壁细胞长，细胞壁上有不均匀的增厚，在横切面上可以看出增厚的部分多在细胞的角隅上。细胞壁的成分除纤维素外，还含有较多的果胶质，也具有其他成分，但不木质化。厚角组织的细胞壁是初生壁性质的，含水量高，延展性较强，能随植物器官的生长而延伸，厚角组织的细胞是生活细胞（图 1－50）。

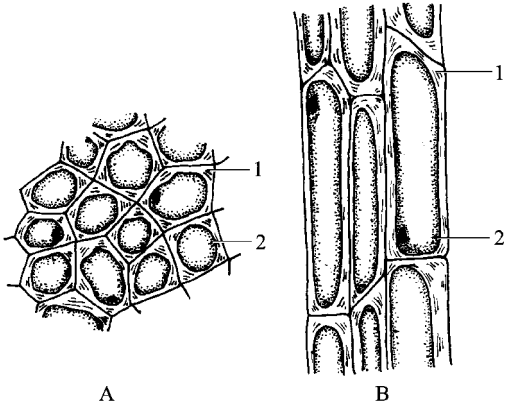


图 1－50　叶柄中的厚角组织（杨萌绘制）

A. 横切面　B. 纵切面

1. 细胞壁　2. 细胞质

（2）厚壁组织　厚壁组织（sclerenchyma tissue）支持能力比厚角组织强，是植物体的主要支持组织。厚壁细胞比厚角细胞更进一步特化 细胞壁全面地加厚，并常常木质化。木质化是细胞壁纤维素微纤丝间沉积了木质素。木质素很坚硬。有时细胞壁可占据细胞大部分，细胞内腔可以变得较小。除少数情况外发育成熟的厚壁组织细胞死亡，厚的细胞壁起到支持作用。厚壁组织有两类。一类是纤维（fiber），细胞细长，两端是尖的。如木纤维，细胞壁木质化，坚硬有力 韧皮纤维，存在于韧皮部，细胞壁不木质化或只轻度木质化，故有韧性，如黄麻纤维、亚麻纤维等（图 1－51）。另一类是石细胞（stone cell）。这类细胞形状不规则，有多种形态，但

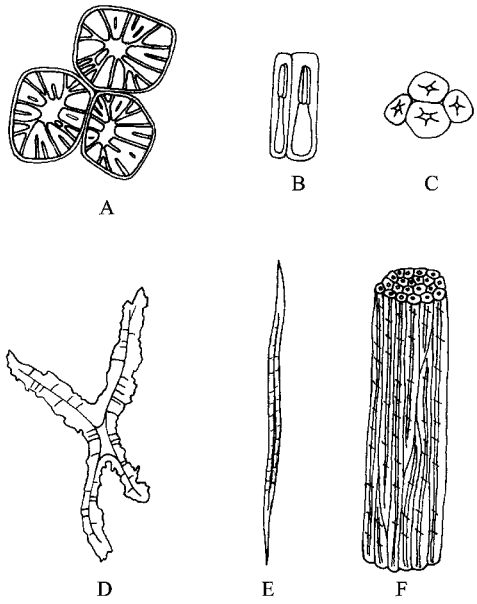


图 1－51　石细胞与纤维(自伊稍)

A. 梨果肉中的石细胞　B. 菜豆种皮中的石细胞(侧面观)　C. 同 B(顶面观)
D. 山茶叶柄中分枝的石细胞　E. 1 个纤维细胞　F. 1 束纤维

多为等直径的,细胞壁大大加厚。梨果肉中的白色硬颗粒就是成团的石细胞。各种坚果和种子的硬壳中也含有石细胞(图 1－51)。

4. 输导组织

输导组织(conducting tissue)是植物体内长距离输导水分和有机物的组织,其中输导水分的结构为管胞和导管,输导有机物的主要有筛管与伴胞。发达的输导组织使植物对陆生生活有了更强的适应能力。

(1) 管胞　管胞(tracheid)是长管状、运输水分与无机盐的死细胞,其细胞壁在细胞发育过程中形成厚的木质化的次生壁,在发育成熟时原生质体解体消失。所以管胞除具有运输水分与无机盐的功能外,还有一定的支持作用。次生壁加厚不均匀,形成了各种形状的加厚式样,这些加厚的式样分成环纹、螺纹、梯纹、网纹和孔纹等 5 种类型(图 1－52)。环纹、螺纹管胞的加厚程度低,多分布在幼嫩器官中,其他几种管胞多出现在较老的器官中。水分及溶解在水中的无机盐的运输主要是通过未加厚的细胞壁进行的。

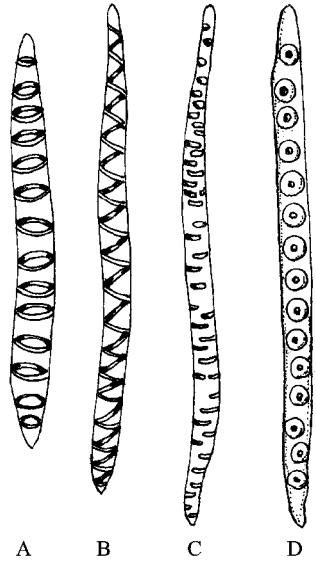


图 1－52　管胞及次生加厚方式

A. 环纹　B. 螺纹　C. 梯纹　D. 孔纹

(2) 导管分子 成熟的导管分子(vessel element)为长管状的死细胞,其细胞壁也有 5 种加厚方式,与管胞不同的是,导管在发育过程中伴随着细胞壁的次生加厚与原生质体的解体,导管分子两端的细胞初生壁被溶解,形成了穿孔(图 1-53)。多个导管分子以末端的穿孔相连,组成了一条长的管道,称导管(vessel)。导管比管胞的输导效率高得多。在种子植物中,多数裸子植物仅以管胞输导水分及无机盐,而绝大多数被子植物不仅具有管胞,还出现了导管,并成为输导水分的主要结构(见彩色插图Ⅳ)。

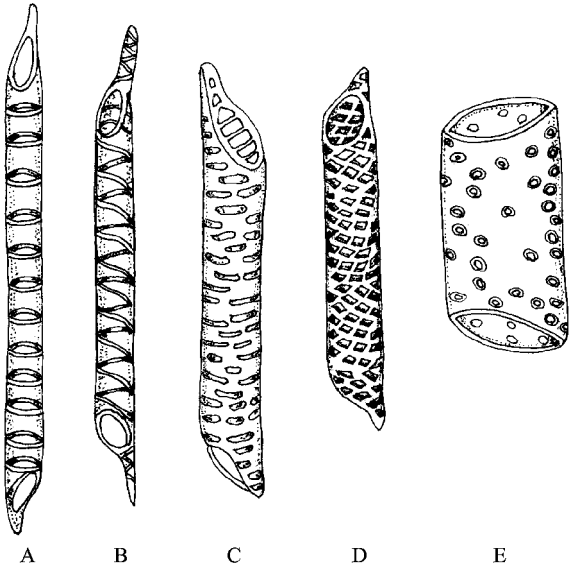


图 1-53 导管分子及其次生壁的加厚

A. 环纹 B. 螺纹 C. 梯纹 D. 网纹 E. 孔纹

(3) 筛管 筛管(sieve tube)是运输有机物的结构,其组成单位是长形活细胞称为筛管分子(sieve-tube element)(图 1-54),由多个筛管分子以顶端相连而成。筛管分子长成后,细胞核退化,细胞质仍保留,其末端的细胞壁形成筛板(sieve plate),其上有较大的孔,称筛孔(sieve pore),穿过孔的原生质丝比胞间连丝粗大,称联络索(connecting strand)。联络索沟通了相邻的筛管分子,能有效地输送有机物。筛管的细胞壁是纤维素与果胶质组成的,在侧面的细胞壁上有许多特化的初生纹孔场,称为筛域,筛域中的胞间连丝比较粗。成熟的筛管分子没有细胞核,液泡与细胞质的界线消失,在被子植物的筛管中,还有一种特殊的蛋白,称 P-蛋白,有人认为 P-蛋白是一种收缩蛋白,与有机物的运输有关。

(4) 伴胞 伴胞(companion cell)是和筛胞并列的一种活细胞,有细胞核和浓厚的细胞质(图 1-54)。伴胞和筛管分子是从分生组织的同一个母细胞分裂发育而成,二者间存在发达的胞间连丝,在功能上也是密切相关,共同完成有机物的运输。筛管分子没有细胞核,但仍能生活,可能与伴胞的存在有关。

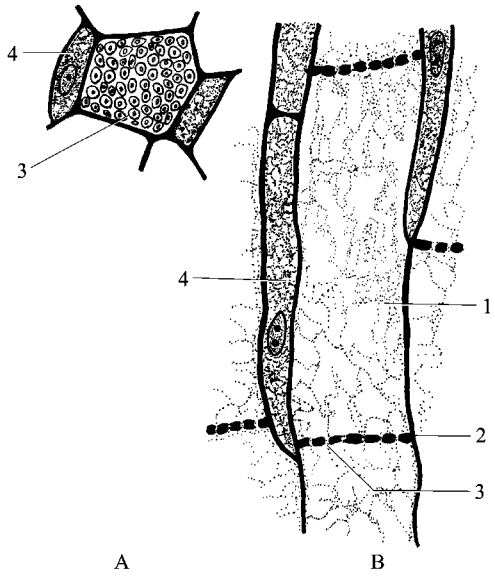


图 1－54　筛管、伴胞及筛板图解(李丽绘制)

A. 横切面　B. 纵切面

1. 筛管　2. 筛板　3. 筛孔　4. 伴胞

(5) 筛胞(sieve cell)　裸子植物输导有机物的结构称筛胞。筛胞两端不形成筛板,仅以细胞壁上的筛域相沟通,细胞质中也没有 P－蛋白。

5. 分泌结构

植物体中有一些细胞或一些特化的结构,可以分泌物质积累在细胞之内或是通过某种机制排到体外和细胞外。分泌的物质十分复杂,从含糖较多的蜜汁到有挥发性的挥发油等。分泌结构也多种多样,如有些植物的花中可形成蜜腺、蜜槽;有些植物(如天竺葵)的叶表面往往有腺毛(图 1－55);松树的茎、叶等器官中有树脂道(见彩色插图Ⅳ),能分泌松脂;三叶橡胶树的茎中有乳汁管,所分泌的汁液能制作橡胶;橘子果皮上可见到透明的小点是分泌腔,能分泌芳香油;玉兰等花瓣有香气是因为其中有油细胞,能分泌芳香油。

(三) 复合组织

植物体内由多种组织按一定的方式与规律结合,构成了复合组织(complex tissue)。如维管组织(vascular tissue)就是一种复合组织,也是蕨类植物和种子植物特有的组织。维管组织分木质部和韧皮部两部分,韧皮部(phloem)由筛管分子或筛胞、伴胞、韧皮纤维与韧皮薄壁细胞共同构成,其功能是运输有机物质,如糖类、氨基酸及其他含氮化合物等。韧皮部的运输是双向的。叶光合作用制成的有机分子通过韧皮部而运输到根部和茎部保存,或运到生长中的分生组织供生长之用。根部储藏的物质经消化后,也通过韧皮部向上运输到茎、叶、果实等部分。韧皮部还有支持作用。木质部(xylem)由木纤维、管胞、导管分子和木薄壁细胞共同构成,能运输水与溶解在水中的无机盐。根所吸收的水分通过茎运输到叶,是单向的运

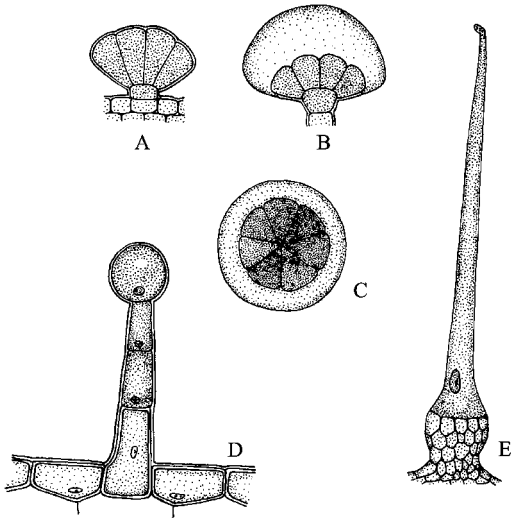


图 1－55 表皮上的腺毛
（自伊稍）
A～C. 熏衣草属（*Lavandula*）叶上的腺毛（A. 角质层未膨胀 B，C. 角质层膨胀，积累分泌物）
D. 天竺葵属（*Pelargonium*）茎上具单细胞头的腺毛 E. 荨麻（*Urtica urens*）的蜇毛

输。木质部中的纤维有支持作用。

植物体内各种器官中的维管组织连成一体，为维管系统，体内的基本组织也相连成基本组织系统，体表的组织构成了皮系统。维管植物体的各种器官就是由这三种组织系统构成的。

思考与探索

1. 进一步查阅文献资料，试述人们对细胞的认识过程，分析细胞学说是怎样建立和发展的。
2. 以身边的各种植物的器官组织为材料，制作徒手切片或涂片，观察、分析并记录植物细胞形态、结构和功能的多样性。
3. 植物细胞的叶绿体、线粒体的结构和功能有何联系？
4. 根据线粒体和叶绿体的结构和具有遗传自主性的特点，Lynn Margulis 提出了内共生学说，认为这两种细胞器起源于原核生物入侵原核细胞后形成的。你是否同意这一观点？请你查找相关的资料，为你的观点提供证据。
5. 植物细胞全能性的特点在科研上和生产实践上有何重要意义？
6. 总结本章中有关细胞膜的内容，说明细胞膜的结构与跨膜的物质运输的关系。
7. 植物细胞核中的染色质主要有哪些物质构成？这些物质在细胞周期的不同时期是如何组装成染色质和染色体的？试解释这些变化的生物学意义。
8. 在植物的各类组织中，细胞壁的成分、形态、结构和功能有什么异同？根据你所收集的资料或在本书后续章节的学习中思考，你认为细胞壁对植物的生命活动有什么意义？

9. 研究者将同样量的、同种类的植物细胞分成两份，第一份放入蔗糖溶液中，并加入 ATP 合成的抑制剂；第二份做对照，放到同样的蔗糖溶液中，但不加 ATP 合成的抑制剂。在相同的条件下培养一段时间后，发现第一份的培养液中 pH 没有变化，而第二份材料的溶液的 pH 升高了。试解释这一实验现象。
10. 本章讨论的植物细胞是真核细胞。请你查找本书第八章和其他相关资料中对原核细胞及动物细胞的论述，比较植物细胞、动物细胞与原核细胞有哪些主要异同。
11. 用显微镜观察某种植物果实的细胞，发现其中有大量红色的细胞器，而另一种植物果实的细胞的大液泡中呈现均匀的红色，根据这一现象分析，这两种植物果实的色素可能是哪类色素？
12. 对身边的植物进行观察和制作徒手切片，分辨它们的各种组织及其功能。
13. 自行设计细胞是如何吸收水和矿质营养的实验，并用所学的知识进行理论分析。

第二章

植物体的形态结构和发育

提 要 种子植物的个体发育从种子萌发开始，当种子成熟后，在适宜的外界条件下，种子萌发形成幼苗，由此进一步发育，形成具有根、茎、叶分化的植物体。本章以种子植物为代表重点介绍了种子的结构与幼苗的形成以及根、茎、叶的形态、结构、发育与功能，同时对各部分的结构特点与功能和环境的相互关系作了论述。本章设置了“人工种子”、“植物木质部管状分子分化中的细胞程序性死亡”和“植物剥皮再生”3个窗口，以扩大和提高对本章相关内容的学习。

地球上的植物种类繁多，分布广泛，构成了绚丽多彩的自然景观。就其构造而言，都是由细胞组成的。低等植物结构简单，如真核藻类中的衣藻植物体仅为1个细胞，却兼有营养和生殖两种功能。稍进化的植物为几个或多个相同细胞组成各种形态的群体或丝状体，但细胞没有分化，如绿藻中的盘藻、实球藻、水绵等。进而出现有一定细胞分化的植物体，如团藻、丝藻、石莼等，藻类植物中褐藻类的植物体很大，而且有了表皮、皮层和髓的分化，但无维管组织的出现。高等植物中的苔藓植物虽大多在外观上有了“茎、叶”的分化，但也无维管组织，仅为拟茎叶体，根为假根。蕨类植物才真正具有根、茎、叶的分化，其植物体内部组织分化明显，维管组织已产生。进化水平最高的种子植物不仅在外形上有很发达的根、茎、叶营养器官，生殖器官也有了高度的分化，植物体内部的组织结构十分复杂，分化程度高。由此可见植物体不断地由简单到复杂，由无分化到有分化，由简单分化到高度分化的过程也就是植物界进化发展的过程。本章对进化水平最高的种子植物其植物体的形态结构、生长和发育规律进行讨论，其他类群的植物将在以后各章中分别讨论。

在种子植物个体发育过程中，根、茎、叶、花、果实和种子在植物体内有一定的形态结构，担负着一定的生理功能，是构成植物体的六大器官。其中根、茎、叶与植物营养物质的吸收、合成、运输和贮藏有关，被称之为营养器官，植物体的生长为营养生长；而花、果实、种子与植物产生后代密切相关，被称之为繁殖器官，这个时期是植物的生殖生长时期。一般来说，种子植物是由营养生长而后进入生殖生长，即

首先形成具有根、茎、叶分化的植物体，进一步生长发育形成花、果实和种子。

第一节　种子的萌发和营养器官的发生

种子（seed）是种子植物所特有的结构。种子植物在地球上如此繁茂，可以说与种子的形成密切相关。种子的休眠对环境有很强的适应能力，是度过严寒和干旱等不良环境的极佳方法。一旦环境条件适宜，休眠的种子可以萌发。同时，种子还有一些适应传播的机制，与环境及动物相配合，使植物能够在新的分布地定居下来。

一、种子的构造和类型

（一）种子的形态和构造

不同植物的种子的形状、大小、颜色等存在着明显的差异。其形状有圆形、椭圆形、心形和肾形等等；其质量从数 kg 到不足 1 μg；颜色变化也很大，有白色、红色、黄色、绿色和黑色等等，许多种子还具有花纹，可谓色彩斑斓。

虽然种子在形态上的变化如此之大，但基本结构却是一致的，一般由胚、胚乳和种皮 3 部分组成（图 2－1，图 2－2），有些种子具有外胚乳或假种皮。

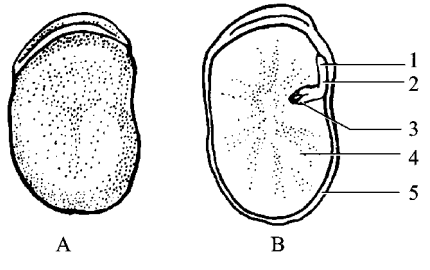


图 2－1　蚕豆种子的结构（自陆时万等）

A. 种子外形　B. 切去一半子叶

1. 胚根　2. 胚轴　3. 胚芽　4. 子叶　5. 种皮

1. 胚

胚（embryo）是构成种子的最重要部分，是由受精卵发育而来的新一代植物体的幼体，为多细胞结构，全部细胞均为胚性细胞，植物器官的形态发生从胚开始。

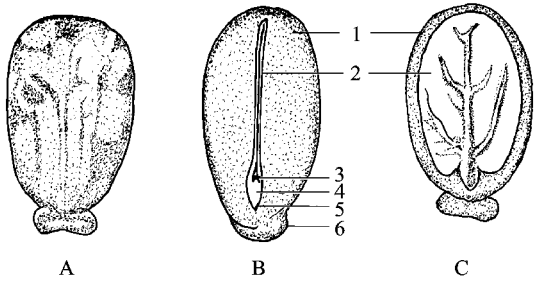


图 2－2　蓖麻种子的结构（自戴伦焰）

A. 种子外形　B. 与子叶垂直的正中纵切　C. 与子叶面平行的正中纵切

1. 胚乳　2. 子叶　3. 胚芽　4. 胚轴　5. 胚根　6. 种阜

种子内的胚由胚根(radicle)、胚轴(embryonal axis)、胚芽(plumule)和子叶(cotyledon)4 个部分组成。胚根由根端生长点和根冠组成;胚芽由茎端生长点和幼叶组成;连接胚根和胚芽的轴状结构为胚轴,胚轴极短,在种子中不显著,当种子萌发时,胚轴随之生长,变长;子叶可以认为是植物最早的叶子,种子中有一片子叶的,也有两片子叶的,以此为特点将被子植物分为单子叶植物和双子叶植物两大类。在裸子植物的种子中,子叶的数目变化较大,通常为两片或两片以上。通常将子叶到第一片真叶之间的轴,称之为上胚轴(epicotyl),子叶到根之间的轴称为下胚轴(hypocotyl)。

2. 胚乳

胚乳(endosperm)位于种皮和胚之间,是种子中营养物质贮藏的场所,由贮藏组织构成,供种子萌发时利用。有些植物在种子生长发育过程中,胚乳的养料被胚吸收,转入子叶中贮存,所以成熟时种子中无胚乳存在,营养物质贮藏在子叶里。

种子中的胚乳或子叶含有丰富的营养物质,主要是糖类、脂质和蛋白质,亦有少量的无机盐和维生素,这些化合物在种子中的相对数量随植物种类不同变化很大,以干重作为指标,在禾本科植物小麦和玉米中,淀粉含量较高,可占干重的 70% ~80%,而在豆类植物如豌豆和菜豆中大约只有 50% 左右;在油菜和芥菜种子中含有约 40% 的脂质和约 30% 的蛋白质,而在大豆中则含有约 20% 的脂质和约 40% 的蛋白质;有些种子成熟时贮藏了较多的可溶性糖而有甜味;在柿胚乳细胞中,营养物质以半纤维素的形式贮藏在胚乳的细胞壁中(表 2-1)。

表 2-1 几种常见植物种子中主要养分的含量/%

植物种类	淀粉	蛋白质	脂质
玉米(*Zea mays* L.)	75	12	9
小麦(*Triticum aestivum* L.)	75	12	2
大麦(*Hordeum vulgare* L.)	76	12	3
豌豆(*Pisum sativum* L.)	56	24	6
大豆(*Glycine max*(L.)Merr.)	26	37	17
落花生(*Arachis hypogaea* L.)	12	31	48
油菜(*Brassica campestris* L.)	19	21	48

少数植物种子在形成过程中,胚珠中的一部分珠心组织保留下来,在种子中形成类似胚乳的营养组织,称外胚乳(perisperm),外胚乳与胚乳来源不同,功能相同。

需要指出的是裸子植物种子中的胚乳是由雌配子体转化而来,为单倍体。被子植物种子中的胚乳是由受精的极核发育而来,为三倍体或多倍体(详见第五章和第十二章)。

3. 种皮

种皮(seed coat,testa)是包被在种子最外面的结构,具有保护功能,可以保护种子内的胚,避免水分的丧失、机械损伤和病虫害的侵入,有些植物的种皮还与控制萌发的机制有关。种皮常由几层细胞构成,最外为表皮层,表皮层之内的细胞类

型与排列依植物种类不同而异，可以是薄壁细胞，也可以是厚壁细胞，或两种类型细胞均有分布。由于细胞类型不同而导致种皮性质各异，有些种皮厚而硬，如红松种子；有些种皮很薄，如落花生、向日葵的种子；有些种皮肉质可食，如石榴；棉种皮具有很长的表皮毛，是棉花的来源，经济价值很高；种皮细胞内含有色素使种子呈现不同的颜色。种子成熟时，种皮细胞均已死亡。

成熟种子的种皮上一般还有种脐（hilum）、种孔（micropyle）和种脊（raphe）等结构。种脐是种子成熟后与果实脱离时留下的痕迹。种孔是原来胚珠时期的珠孔，种子吸涨后在种脐两侧轻轻挤压，有水从种孔溢出，种子萌发时，胚根首先从种孔处突破种皮。种脐另一端略为突起的部分是种脊，进入种子的维管束在此分布。种脐和种孔是植物种子都具有的构造，而种脊、种阜等则不是每种植物都具有，这与胚珠的类型有关，如由直生胚珠发育的种子不具种脊。

（二）种子的类型

根据种子成熟后是否具有胚乳，将种子分为两种类型。

1. 有胚乳种子

有胚乳种子（albuminous seed）在种子成熟后具有胚乳，胚乳占据了种子的大部分，胚相对较小。大多数单子叶植物和部分双子叶植物及裸子植物的种子都是有胚乳种子，如蓖麻、芍药、小麦、水稻和松等。

小麦、玉米等禾本科植物的种子（图 2－3）均具有胚乳，为有胚乳种子，但严格来说它们的种子是包含了种子的果实，它们的种皮与果皮愈合不易分离，称颖果。其胚乳由薄壁细胞组成，占据了种子的大部分体积，蛋白质常集中分布在种皮之下

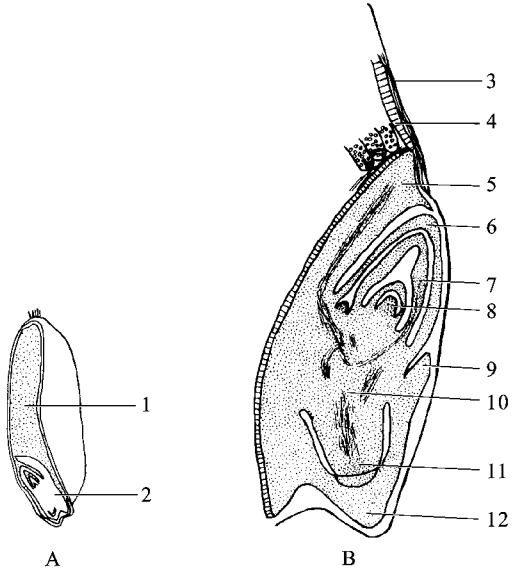


图 2－3　小麦种子的结构

A. 籽粒纵切面　B. 胚的纵切面

1. 胚乳　2. 胚　3. 果皮与种皮　4. 糊粉层　5. 盾片　6. 胚芽鞘　7. 幼叶　8. 胚芽生长点　9. 外胚叶　10. 胚轴　11. 胚根　12. 胚根鞘

的一层胚乳细胞中,这层胚乳细胞称糊粉层(aleurone layer),含有较多的蛋白质和一些脂肪,其余的胚乳细胞富含淀粉;胚芽由顶端的生长点和周围的幼叶构成,幼叶外有胚芽鞘(coleoptile);胚根由根端的生长点和根冠构成,根冠外包有胚根鞘(coleorhiza);胚芽和胚根由胚轴上下连接,胚轴上连有一片子叶,由于子叶呈盾状包围着胚芽、胚轴和胚根部分,故亦被称为盾片(scutellum);盾片在位于胚乳邻近的一面,有一层排列整齐的细胞,称上皮细胞。当种子萌发时,上皮细胞可以分泌一些酶,使胚乳中的贮藏物质水解,由上皮细胞吸收并转运到胚的生长部分。有些禾本科植物如小麦、水稻的种子中,在胚轴的另一侧还有一片薄膜状的突起,称为外胚叶(epiblast),有人认为是退化的子叶,亦有人认为是胚根鞘的延伸。

在小麦产品的加工生产过程中,去掉外皮成为商品面粉,一般外皮去掉的越多,面粉越白,口感好,成为商品富强粉。由于在这个加工过程中,不仅去掉了果皮和种皮,同时也将富含蛋白质的糊粉层去掉了,因而营养成分大为降低;而另一种商品标准粉,在生产制作过程中保留了糊粉层,虽然面粉不太白,却保留了种子中的大部分蛋白质,营养价值高于富强粉。

双子叶植物中有胚乳的种子如蓖麻,种子椭圆形,侧扁,种皮黑色,有灰色或棕色花纹,种子一端有一隆起的海绵状结构,为种阜(caruncle,strophiole),由内珠被发育形成,种孔被种阜覆盖,腹面中央有一条长形隆起称种脊,是珠柄和珠被愈合的地方,里面包埋着一束维管束,在种脐一侧与种脊相连。种脐不明显,但在即将成熟的新鲜种子中容易观察。剥去坚硬的种皮可见白色的胚乳,胚乳细胞中富含脂质和蛋白质,可见到大量的糊粉粒。蓖麻的糊粉粒呈圆球形,其内的蛋白质形成结晶称拟晶体,还伴有磷酸盐形成的球晶体。胚被包埋在胚乳的中央,由胚根、胚芽、胚轴和子叶 4 部分组成。子叶两片,很薄,有明显的脉纹;胚芽夹在两片子叶中间,与胚轴相连;胚轴的另一端是胚根,胚根裸露,对着珠孔(图 2-2)。

2. 无胚乳种子

无胚乳种子(exalbuminous seed)在种子成熟时缺乏胚乳,因此这类种子仅由种皮和胚两部分组成,在种子成熟过程中,胚乳中的贮藏养料转移到子叶中,因此常常具有肥厚的子叶,如落花生、蚕豆的种子等等。蚕豆种子是扁平而略带肾形的种子,外面包有绿色或黄褐色的种皮,种子一端有一条状黑色的种脐,种脐的一端有一小孔为种孔,种脐的另一端为种脊,种脊短而不明显。在种皮里面是胚,胚由两片肥厚的子叶和两片子叶之间的胚芽、胚根和胚轴组成,子叶肉质,几乎占据了种子的全部体积(图 2-1)。大豆和菜豆等双子叶植物无胚乳种子的结构与蚕豆类似。

单子叶无胚乳种子结构仅由一片子叶构成,子叶基部包着胚芽,下连胚轴和胚根。

根据上述几种类型的种子,可将其基本结构总结如下:

种子
- 种皮——包在外面的保护结构
- 胚
  - 胚芽——生长点和幼叶组成（禾本科植物胚芽外包有胚芽鞘）
  - 胚轴——连接胚根和胚芽的短轴
  - 胚根——生长点和根冠组成（禾本科植物胚根外包有胚根鞘）
  - 子叶——一片、两片或多片
- 胚乳——种皮内的贮藏组织

人工种子

所谓“人工种子”，即用人为的方法创造出的一种和天然种子相类似的结构。1978 年著名的植物组织培养学家 T. Murashige 在加拿大召开的第四届国际植物组织和细胞培养会议上首先提出，利用植物组织培养中具有体细胞胚胎发生的特点，把胚状体包埋在胶囊内形成球状结构，使其具有种子的机能并可直接播种于田间。胚状体是由孢子体或配子体的细胞通过无性繁殖产生的一种类似于合子胚的结构。在形态上它与合子一样具有经过原胚、心形胚、鱼雷形胚及具子叶的成熟胚的发育程序。

人工种子主要由 3 部分构成，最外面为一层有机的薄膜包裹，即种皮，主要起保护作用；中间为胚状体等培养物所需的营养成分和某些植物激素；最里面为胚状体或芽。

人工种子的研究主要包括体细胞胚的诱导、体细胞胚胎发生的同步控制、人工种皮的研究、人工种子的包埋和人工种子的储存和萌发。

人工种子的优点主要是：第一，通过组织培养的方法可以获得数量很多的胚状体（1 L 培养基中可产生 10 万个胚状体），而且繁殖速度快，结构完整；第二，可根据不同植物对生长的要求配置不同成分的“种皮”；第三，在大量繁殖苗木和用于人工造林方面，人工种子比采用试管苗的繁殖方法更能降低成本，而且便于机械化播种，可节省劳动力；第四，体细胞胚是由无性繁殖体系产生的，因而可以固定杂种优势；第五，可以在人工种子中加入某些农药、菌肥、有益微生物、激素等；第六，胚状体发育的途径可以作为高等植物基因工程和遗传工程的桥梁。

20 世纪 80 年代初，美国、日本和法国等相继开展了植物人工种子的研究，并研制出了胡萝卜、苜蓿、花旗松等一批人工种子。我国植物人工种子的研究也取得了可喜的进展，对多种材料进行了系统研究，制备的一些植物人工种子在无菌条件下发芽率可达 90% 以上。但该项研究难度较大，特别是强壮的体细胞胚胎的同步培养和种皮的研究还存在很多问题，目前基本上还处于实验室研究阶段，尚未达到农林业生产上的实际运用阶段。但是，人工种子的研究具有很好的发展前景，特别是对于珍稀濒危植物的繁殖具有重要意义。

参考文献

1. 谷瑞升，陈正华等. 赤桉人工种子的配制：1. 幼芽繁殖高频率诱导及同步性控制. 林业科学，1996，32：4

2. 何奕昆，朱长甫等. 半夏小球茎的形态发生及人工种子制作. 作物学报，1997，23：4

3. 郭仲琛，桂耀林. 植物体细胞胚胎发生和人工种子. 北京：科学出版社，1990

4. T Murashige. The impact of plant tissue culture on agriculture. Frontiers of Plant Tissue Cul-

ture,1978,99:15~26

（周云龙 北京师范大学生命科学学院 教授）

二、种子的萌发和幼苗的形成

种子形成幼苗的过程称种子的萌发。种子是有生命的,在胚已充分成熟的情况下,将其播撒在适宜的条件下,种子内部经过一系列的生理生化变化,胚开始生长发育,形成幼苗。

（一）种子的寿命和休眠

种子的寿命是指在一定条件下种子保持生活力最长的期限,种子的生活力表现在胚是否具有生命。了解种子是否具有生活力,常用测定种子发芽率的方法,只有有生活力的种子,胚才具有生命,才能在适宜的条件下萌发。一般种子都能在较长时期内保持生活力,早在 1878 年 Michigan 大学曾开始一项研究,将一些不同植物的种子放在广口瓶里并埋藏在地下,间隔五年或十年打开一个瓶子,通过萌发实验证明了大多数种子在十年后还保持生活力。不同植物种子的寿命有一定的差异,长者可达百年以上如古莲,有记载曾在考古发掘物中得到已超过千年仍有生活力的古莲种子;寿命短者仅能存活几天或几周,如柳树和槭树等。造成这种差异的原因首先是本身的遗传条件,另一个原因是种子的成熟度和贮藏条件,未完全成熟的种子容易丧失其生活力。贮藏条件对种子的寿命有很大的影响,一般在干燥、低温条件下,种子呼吸弱,代谢降低,消耗少,可以延长种子的寿命;若温度高,湿度大,则呼吸作用加强,消耗大量贮藏物质,种子的寿命自然就短;过于干燥的条件也不利于种子保持生活力,因为这时种子的生命活动完全停止,实际上种子在贮藏期间,新陈代谢虽缓慢,但依然是生活的。

有些植物的种子成熟后在适宜的条件下也不能萌发,必须经过一段相对静止的时期才能萌发,这一特性称之为种子的休眠。处于休眠期的种子,其内的新陈代谢活动十分微弱。种子休眠的原因在不同植物有所不同,有些种子种皮厚而坚硬,阻碍了水分和空气的进入,如红松种子,自然状态下通过微生物的缓慢作用使种皮软化,林业生产上利用机械方法擦破种皮或用浓硫酸处理,使种皮软化,达到通气、透水的目的,从而打破休眠;有的植物在种子脱离母体后,其内的胚未完全发育,如银杏种子,收获时种子内的胚为一团没有分化的细胞,仍处在原胚时期,须经过数周或数月胚成熟后才能萌发;有的胚虽已分化,但生理上尚未成熟,须经过一段时期完成其生理生化反应;另外在有些植物中,种子或果实内存在某些抑制物质,如激素、有机酸和植物碱等等,只有当这些物质消除后才能萌发,如番茄果实内的有机酸。

休眠是种子的一种有利的适应特征,秋天种子成熟后若立即萌发、生长,幼苗难以度过严酷的冬季,休眠可以使种子以低代谢的状态存在于土壤中,第二年春天萌发。而不休眠的种子,常在生产上带来损失,小麦和水稻没有休眠,收获季节如遇高温多雨天气,种子在植株上萌发,造成粮食品质下降和减产。

（二）幼苗的形成和类型

种子萌发形成幼苗的过程是一个复杂的过程，首先干燥的种子吸足了水分，称之为吸涨，吸涨后，坚硬的种皮软化，酶的活性增加，呼吸作用加强，子叶或胚乳中的营养物质分解成简单物质运往胚，胚细胞吸收这些营养物质后，细胞分裂并开始生长，胚根和胚芽相继顶破种皮，通常为了保护柔弱的顶端生长点，下胚轴或上胚轴形成一个弯钩，使胚芽向上伸出时免遭土壤的破坏，把胚芽或连同子叶一起推出土面，以后胚根继续向下生长，形成主根，继而形成根系，而胚芽向上生长形成茎叶系统。禾本科植物种子在萌发时，胚根鞘和胚芽鞘首先突破种皮，保护其内的胚根和胚芽，然后胚根和胚芽再突破胚根鞘和胚芽鞘继续生长。

根据种子萌发时胚轴的伸长情况不同，以子叶是留在土里还是露出土面为标准将幼苗分为子叶出土的幼苗和子叶留土的幼苗。

1. 子叶出土的幼苗

这类植物的种子在萌发时，下胚轴迅速伸长，将上胚轴和胚芽一起推出土面，结果子叶出土，如棉花、菜豆和蓖麻（图 2－4A），这些幼苗在真叶未长出前，子叶见光后，细胞内产生叶绿体，可以进行光合作用。一般子叶出土的幼苗不宜深播。

2. 子叶留土的幼苗

这类植物的种子在萌发时，上胚轴伸长，而下胚轴则不伸长，结果使子叶留在土壤中，如玉米、小麦、水稻和蚕豆（图 2－4B），子叶留土的幼苗其子叶作为吸收和贮藏营养物质的器官，在养料耗尽后脱落死亡。这一类植物可以适当深播，以得到更多的水分和养料。

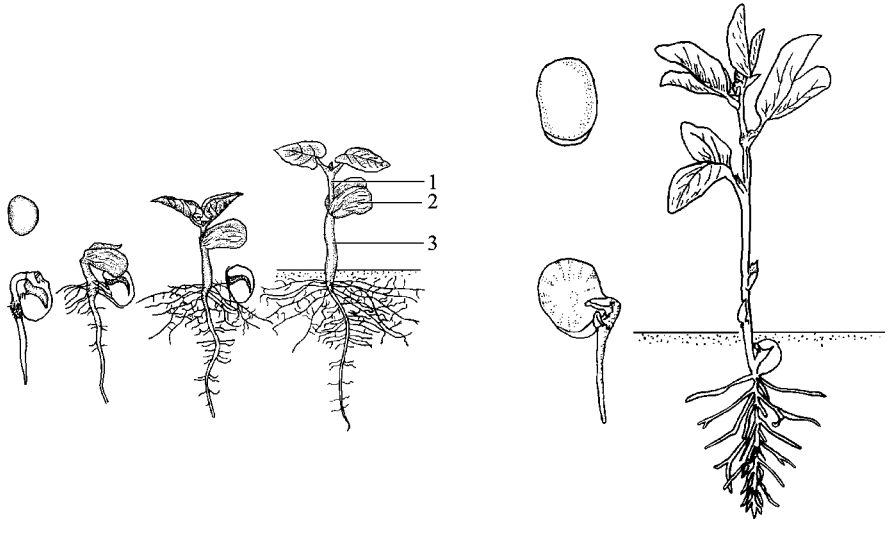


图 2－4　子叶出土的幼苗与子叶留土的幼苗（自胡适宜）

A. 菜豆　B. 蚕豆

1. 上胚轴　2. 子叶　3. 下胚轴

第二节 根

根(root)是种子植物的营养器官,一般生长在土壤之中,由于土壤中相对稳定的环境条件,根是植物体中比较保守的器官。根将植物体固定在土壤中,并把从土壤中吸收的水分和无机盐输送到地上部分。

一、根和根系

种子植物的根有主根、侧根和不定根之分,种子植物的第一个根,由种子中的胚根发育形成,称为主根(main root)或初生根(primary root),主根垂直于地面向下生长,长到一定长度后,生出许多分枝,称为侧根(lateral root)或次生根(secondary root),侧根的生长方向往往与主根成一定的角度,还可以进一步生出侧根,植物体在主根和侧根以外的部分如茎、叶、胚轴或老根上产生的根统称为不定根(adventitious root)。

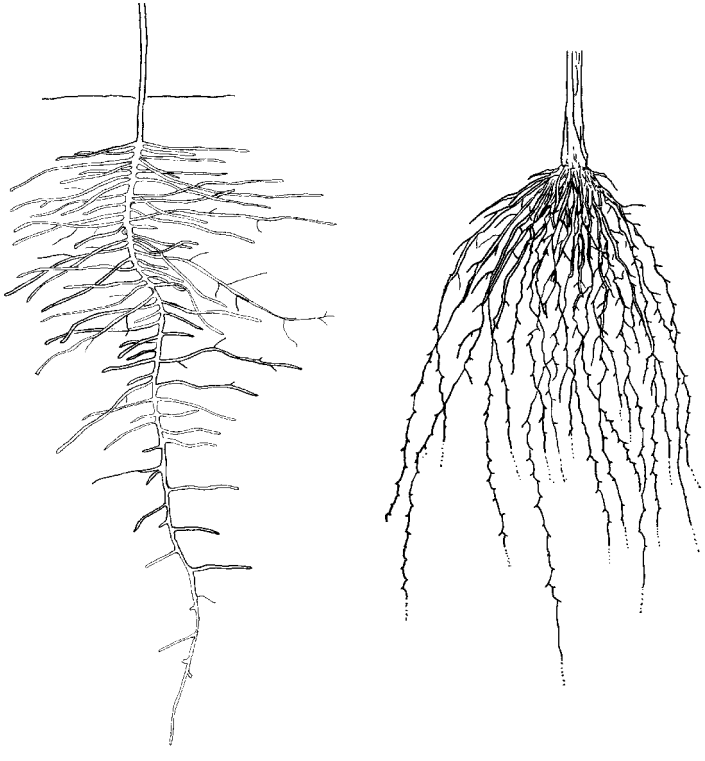


图 2-5 植物的根系(自李正理)

A. 棉花的直根系 B. 小麦的须根系

植物根的总和称为根系(root system)。大多数双子叶植物和裸子植物的根系有明显的主根和侧根之分,称为直根系(tap root system)(图2-5A)。在单子叶植物中,由胚根发育形成的主根只生长很短的时间便停止生长,然后在胚轴或茎基部长出许多不定根,因而所有根的粗细相近,没有明显的主根,称为须根系(fibrous root system)(图2-5B)。土壤中的环境条件在有些情况下可以引起根系的变化,如大麻在沙质土壤中发展成直根系,在细质土壤中则形成须根系;扁蓄,在小溪边形成直根系,而生长在干旱的山路旁则形成须根系。一般直根系由于主根长,可以向下生长到较深的土层中,形成深根系,能够吸收到土壤深层的水分,而须根系由于主根短,侧根和不定根向周围发展,形成浅根系,可以迅速吸收地表和土壤浅层的水分。直根系并不都是深根系,须根系也并不都是浅根系。由于环境条件的改变,直根系可以分布在土壤浅层,须根系亦可以深入到土壤深处,如小麦的须根系在雨量多的情况下,根入土较深,雨量少的情况下,根主要分布在表层土壤中;松树的直根系在水分适中、营养比较丰富的土壤中,主根适当向下生长,侧根向四周扩展形成了浅根系。

二、根的初生生长和初生结构

(一) 根尖及其分区

根尖(root tip)是指从根的顶端到着生根毛的部分。不论是主根、侧根还是不定根都具有根尖,根尖是根伸长生长、分枝和吸收活动的最重要部分,因此根尖的损伤会影响到根的继续生长和吸收作用的进行。根尖从顶端到着生根毛的区域被分为4个部分:根冠(root cap)、分生区(meristematic zone)、伸长区(elongation zone)和成熟区(maturation zone)。成熟区由于具有根毛又被称为根毛区(root hair zone),各区的细胞形态结构不同,从分生区到根毛区逐渐分化成熟,除根冠外,各区之间并无严格的界限(图2-6)。

1. 根冠

位于根尖的最前端,像帽子一样套在分生区外面,保护其内幼嫩的分生组织细胞,使其不至于暴露在土壤中。根冠由许多薄壁细胞构成,外层细胞排列疏松,细胞壁常黏液化,这样的黏液化可以从根冠一直延伸到根毛区,黏液由根冠外层细胞分泌,可以保护根尖免受土壤颗粒的磨损,有利于根尖在土壤中生长,同时黏液能溶解和螯合某些矿物质,有利于根细胞的吸收。电子显微镜及其放射自显影研究表明这些黏液是高度水合的多糖物质和一些氨基酸,多糖物质可能是果胶,它们可以促使周围细菌迅速生长,这些微生物的代谢有助于土壤基质中营养物质的释放。随着根尖的生长,根冠外层的薄壁细胞与土壤颗粒摩擦,不断脱落,死亡,由其内的分生组织细胞不断分裂,补充到根冠,使根冠保持一定的厚度。有研究表明,细胞死亡不是由摩擦直接造成的,而是一种有序的主动死亡过程,可能以摩擦为信号。

根冠可以感受重力,参与控制根的向地性反应。将正常向下生长的根水平放置,根尖在伸长区弯曲后继续向下生长,若将根冠切除,根的生长没有停止,但不再

向下生长,直到长出新的根冠。研究表明根冠中央细胞中的淀粉粒,可能起到“平衡石”的作用,在自然情况下,根垂直向下生长,“平衡石”向下沉积在细胞的下部,水平放置后根冠中“平衡石”受重力影响改变了在细胞中的位置,向下沉积,这种刺激引起了生长的变化,根尖细胞的一侧生长较快,使根尖发生了弯曲,从而保证了根正常的向地性生长。除淀粉粒外,有些细胞器如线粒体、高尔基体、内质网也可能与根的向地性反应有关。

环境条件能影响根冠的发育,将正常生长在土壤中的植物进行水培后,有些植物根尖上可能不再产生根冠。

2. 分生区

分生区位于根冠之后,全部由分生组织细胞构成,分裂能力强,在植物的一生中,分生区的细胞始终保持分裂的能力,一方面产生新细胞,一部分细胞加入到根冠以补充根冠中脱落的细胞,大部分细胞进入根后方的伸长区,是产生和分化成根各部结构的基础;另一方面使自己(保持在植物体的一定位置)永存下去,保持原分生区的体积和功能。

根的分生区由原分生组织和初生分生组织两部分组成。原分生组织位于最前端,由原始细胞组成,细胞排列紧密,无细胞间隙,细胞小,壁薄,核大,细胞质浓厚,液泡化程度低,是一群近等径的细胞,分化程度低,具有很强的分裂能力。原分生组织分裂所衍生的细胞有一部分继续分裂不发生分化,使原分生组织自我永续;原分生组织衍生的另一部分细胞在分裂的同时开始了细胞的初步分化,发展为初生分生组织,位于原分生组织的后方。初生分生组织细胞分裂的能力仍很强,根据其中细胞的位置、大小、形状及液泡化程度的不同,将根的初生分生组织划分为原表皮、基本分生组织和原形成层 3 个部分。原表皮细胞砖形,径向分裂,位于最外层,以后发育形成表皮;基本分生组织细胞多面体

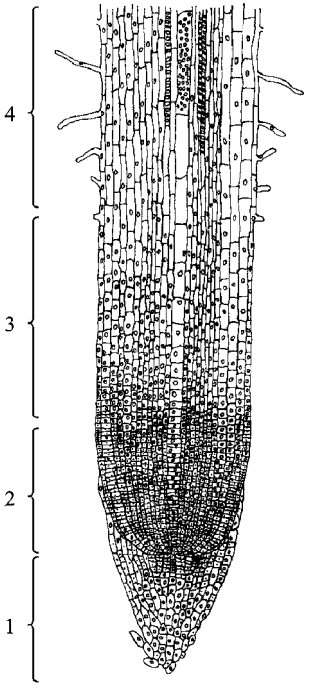


图 2-6 根尖纵切(自戴伦焰)
1. 根冠 2. 分生区 3. 伸长区 4. 成熟区(根毛区)

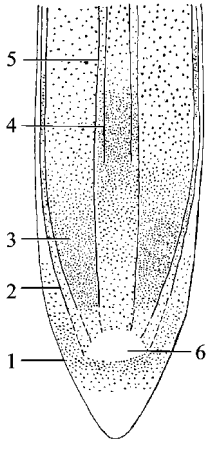


图 2-7 根尖纵切面图解,示分生组织的分布和不活动中心(自李正理)
1. 根冠 2. 表皮 3. 皮层 4. 最早的筛管分子 5. 维管柱 6. 不活动中心

形,细胞大,可以进行各个方向的分裂,以后形成皮层;原形成层细胞小,有些细胞为长形,位于中央区域,以后发育形成维管柱。

许多关于原分生组织的研究发现在根尖分生区的最远端有一团细胞有丝分裂的频率低于周围的细胞,经细胞化学与放射自显影等技术研究发现这些细胞少有DNA合成,有丝分裂处于停止状态,因此认为根中具有不活动中心(图2-7)。在胚根和幼小侧根原基时期,没有不活动中心;在较老根中,出现不活动中心,有丝分裂活跃的原始细胞位于不活动中心的周围,只有在辐射或手术处理使根损伤、除去根冠或冷冻引起休眠再恢复时,才能重新使这部分细胞进行分裂。大量研究表明不活动中心是不断变动的,可以随发育进程出现、增大、变小,是一群不断更新的细胞群,同时还是激素合成的地方。

3. 伸长区

伸长区位于分生区的后方,细胞来源于分生区,细胞多已停止分裂,突出的特点是细胞显著伸长,液泡化程度加强,体积增大并开始分化,细胞伸长的幅度可为原有细胞的数十倍。最早的筛管和环纹导管,往往在伸长区开始出现,是从初生分生组织向成熟区初生结构的过渡。根尖的伸长主要是由于伸长区细胞的延伸,使得根尖不断向土壤深处推进。

4. 成熟区

成熟区由伸长区细胞分化形成,位于伸长区的后方,该区的各部分细胞停止伸长,分化出各种成熟组织。表皮通常有根毛产生,因此又称根毛区。根毛是由表皮细胞外侧壁形成的半球形突起,以后突起伸长成管状,核和部分细胞质移到了管状根毛的末端,细胞质沿壁分布,中央为一大的液泡(图2-8)。根毛的细胞壁物质主要是纤维素和果胶质,壁中黏性的物质与吸收功能相适应,使根毛在穿越土壤空隙时,和土壤颗粒紧密地结合在一起。根毛的生长速度快,数目多,每平方毫米可达数百根,如玉米约为425根,苹果约为300根,根毛的存在扩大了根的吸收表面。根毛的寿命很短,一般10~20 d死亡,表皮细胞也同时随之死亡。根的发育由前端逐渐向后成熟,靠近伸长区的根毛是新生的,随着伸长区的延伸,根在土壤中推进,老的根毛死亡,靠近伸长区的细胞不断分化出新根毛,以代替枯死的根毛行使功能,随根尖的生长,根毛区不断进入土壤中新的区域,使根毛区能够更换环境,有利于根的吸收。

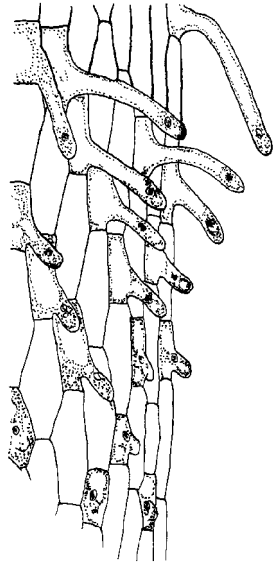


图2-8　根毛发生过程(自李正理)

(二)根的初生结构

在根尖的成熟区已分化形成各种成熟组织,这些成熟组织是由顶端分生组织

细胞分裂产生的细胞经生长、分化形成的结构，称为根的初生结构（primary structure），这种由顶端分生组织的活动所引起的生长过程称为初生生长（primary growth）。

从根尖的根毛区作横切面，可观察根的初生结构，由外至内可分为表皮、皮层和维管柱 3 个部分（图 2－9）。

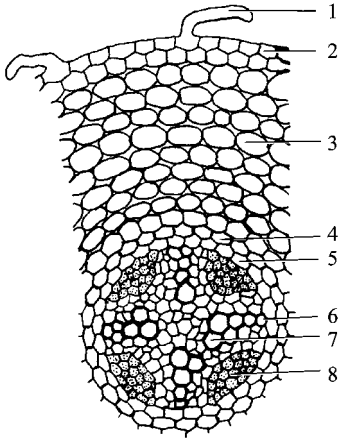


图 2－9　双子叶植物幼根初生结构模式图(自高信曾)
1. 根毛　2. 表皮　3. 皮层　4. 内皮层　5. 中柱鞘
6. 原生木质部　7. 后生木质部　8. 韧皮部

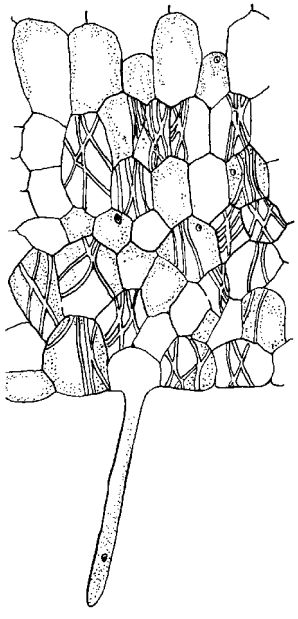


图 2－10　君子兰成熟的根被横切面(自潘瑞炽和钱家驹)

1. 表皮

表皮(epidermis)是根最外面的一层细胞,来源于初生分生组织的原表皮,从横切面上观察,细胞为砖形,排列整齐紧密,无细胞间隙,外切向壁上具有薄的角质膜,有些表皮细胞特化形成根毛。

在热带某些附生的兰科植物的气生根上可以看到根被,即复表皮(图 2－10),由几层细胞构成。根被由表皮原始细胞衍生,是一种保护组织,可以减少气生根水分的丧失。

2. 皮层

表皮之内维管柱之外的多层薄壁细胞为皮层(cortex),来源于初生分生组织的基本分生组织,细胞较大并高度液泡化,排列疏松有明显的细胞间隙。在表皮之下有一到几层细胞,排列紧密,没有细胞间隙,称为外皮层(exodermis)。当短命的根毛细胞死亡后,表皮细胞随之被破坏,外皮层细胞的细胞壁增厚并栓质化,形成保护组织代替表皮起保护作用。皮层的最内一层细胞称为内皮层(endodermis)(图 2－11),细胞排列整齐而紧密,在细胞的上、下壁和径向壁上,常有木质化和栓质化的加厚,呈带状环绕细胞一周,称凯氏带(casparian strip)。在横切面上,凯氏带在相邻细胞的径向壁上呈点状,称凯氏点。电子显微镜的观察表明在凯氏带处内皮层细胞质膜较厚,并紧紧地与凯氏带连在一起,即使质壁分离时两者也结合紧密不分离(图 2－12)。凯氏带不透水,并与质膜紧密结合在一起,阻止了水分和矿物质通过内皮层的壁进入内部,水及溶解在其中的物质只能通过内皮层细胞的原

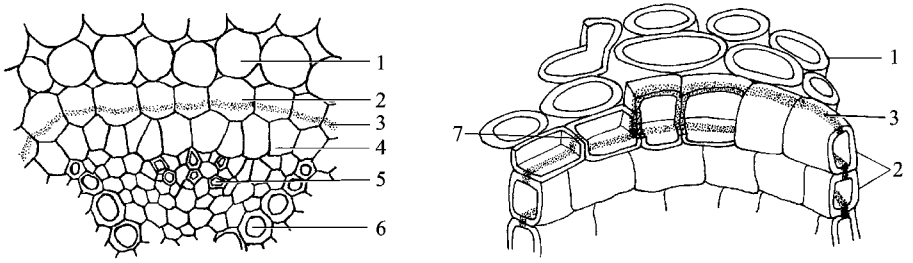


图 2-11 内皮层结构(自 Esue)

A. 根的横切面 B. 内皮层细胞的立体图解

1. 皮层 2. 内皮层 3. 凯氏带 4. 中柱鞘 5. 初生韧皮部 6. 初生木质部 7. 凯氏点

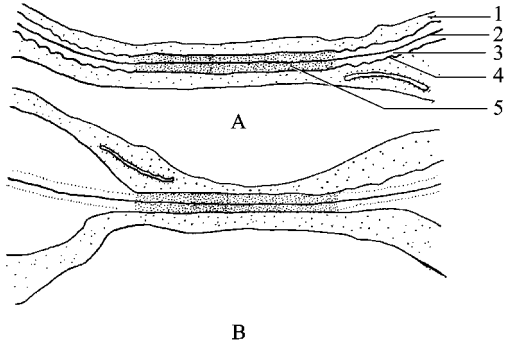


图 2-12 电镜下的凯氏带结构(自 Esue)

A. 正常细胞的凯氏带区 B. 质壁分离细胞的凯氏带区

1. 细胞质 2. 胞间层 3. 细胞壁 4. 质膜 5. 凯氏带

生质体进入维管柱。内皮层质膜的选择透性使根对所吸收的矿物质有一定的选择。如果没有凯氏带,任何有害和有益的矿物质都可以从内皮层的细胞壁和细胞间隙进入根的木质部,并被输送到植物体的各个部分,显然对植物是不利的。凯氏带将有害物质挡在了内皮层以外。

一般具有次生生长的双子叶植物、裸子植物的内皮层常停留在凯氏带状态,细胞壁不再继续增厚;而大多数的单子叶植物和部分的双子叶植物,其内皮层细胞壁在发育的早期为凯氏带形式,以后进一步发育形成五面加厚的细胞,即内皮层细胞的上、下壁,径向壁和内切向壁全面加厚,在横切面上内皮层细胞壁呈马蹄形如玉米(图 2-13)、鸢尾等单子叶植物的根,在细胞壁增厚的内皮层细胞中留有薄壁的通道细胞(passage cell),以此控制物质的转运(见彩色插图Ⅳ)。个别植物有六面加厚的情况,即内皮层的细胞壁全面加厚,如毛茛(图 2-14)。

3. 维管柱

维管柱(vascular cylinder)亦称中柱,来源于初生分生组织的原形成层,位于根的中央部分,由中柱鞘和维管组织构成。

紧接内皮层细胞之下的一层薄壁细胞是中柱鞘(pericycle),偶有两层或多层

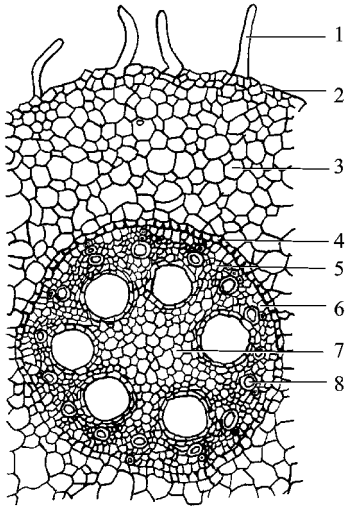


图 2－13　玉米根的横切面

1. 根毛　2. 表皮　3. 皮层
4. 内皮层　5. 韧皮部　6. 中柱鞘
7. 髓　8. 木质部

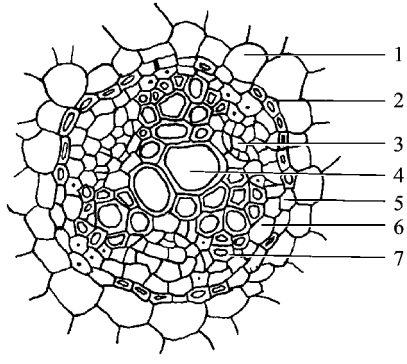


图 2－14　毛茛根横切

1. 皮层　2. 内皮层　3. 韧皮部
4. 后生木质部　5. 通道细胞
6. 中柱鞘　7. 原生木质部

细胞的情况，其细胞排列整齐，分化程度比较低，可以脱分化恢复分裂的能力，与以后形成的形成层、木栓形成层和侧根的发生有关。

维管柱的中央部分为初生木质部（primary xylem），呈星芒状，脊状突起一直延伸到中柱鞘。细胞组成主要为导管和管胞，少有木纤维和木薄壁细胞。一般在初生木质部外侧的导管分子孔径小，多为环纹和螺纹导管，而中央部分孔径大，多为梯纹、网纹和孔纹导管。外侧孔径小的导管分子在木质部分化发育过程中首先发育成熟，称原生木质部（protoxylem）；而中央部分孔径大的导管分子后发育，称为后生木质部（metaxylem）。这种初生木质部由外向内渐次成熟的发育方式为外始式（exarch）。初生木质部的这种结构与发育方式与根的吸收与输导功能相一致，在发育的早期，原生木质部细胞分化成熟，根仍在生长，螺纹和环纹导管可以随之拉伸以适应生长的需要，此时根毛细胞数目比较少，吸收的物质也少，导管孔径小也能满足其输导的要求，位于外侧的原生木质部可以使吸收的物质立即到达导管，从而加速了向地上部分的物质运输。随着根的进一步生长发育，伸长生长停止，根毛发育充分，大量吸收水分和无机盐，后生木质部的粗大导管满足根的输导要求。在根的横切面上，木质部表现出不同的辐射棱角，称木质部脊，脊的数目决定原型，依脊的数目将根分为二原型（diarch）、三原型（triarch）、四原型（tetrarch）、五原型（pentarch）、六原型（hexarch）和多原型（polyarch）。在不同植物中，木质部脊的数目是相对稳定的，如萝卜、烟草和油菜等木质部脊的数目为二，即二原型木质部；豌豆及紫云英等为三原型木质部；棉花与向日葵等为四原型或五原型木质部；葱等为六原型木质部；蚕豆的木质部脊数为四、五、六不等。一般双子叶植物根的木质部脊的数目比较少，而单子叶植物根中木质部脊数都在六或六个以上，故为多原

型。脊数的多少可能和体内生长素的高低有关。初生韧皮部位于木质部两脊之间,与初生木质部相间排列,因此其数目与木质部脊数相同,其组成成分主要是筛管与伴胞,亦有少数韧皮薄壁细胞,有些植物中还含有韧皮纤维。初生韧皮部的发育方式与初生木质部一样,也是由外向内渐次成熟,即发育方式为外始式发育,原生韧皮部在外,后生韧皮部在内,但原生韧皮部与后生韧皮部区别不明显。初生木质部与初生韧皮部之间有一层到几层细胞,在双子叶植物和裸子植物中,是原形成层保留的细胞,将来成为形成层的组成部分 ;而在单子叶植物中两者之间为薄壁细胞。

根中一般无髓,但在大多数单子叶植物和少数被子植物的维管柱中以薄壁细胞或厚壁细胞构成其中心部分,被称之为髓。

(三) 侧根的发生

种子植物的侧根,起源于中柱鞘,内皮层可以不同程度参与侧根的形成。由于这种起源发生在皮层以内的中柱鞘,故被称之为内起源(endogenous origin)。当侧根开始发生时,中柱鞘的某些细胞脱分化,细胞质变浓厚,液泡化程度减小,恢复分裂能力开始分裂。最初的几次分裂是平周分裂,使细胞的层数增加并向外突起,以后的分裂是各个方向的,从而使突起进一步增大,形成了根冠和根的生长点,这就是侧根原基(lateral root primordium)(图 2-15),以后生长点的细胞进行分裂、生长和分化,侧根不断向前推进,由于侧根不断生长所产生的机械压力和根冠分泌的物质可以使皮层和表皮细胞溶解,这样侧根穿过皮层和表皮伸出母根外,进入土壤,其维管组织与母根相连接。侧根原基在根毛区产生,但穿过皮层和表皮伸出母根外是在根毛区后方,这样不会由于侧根的形成而破坏根毛,从而影响根的吸收功能。

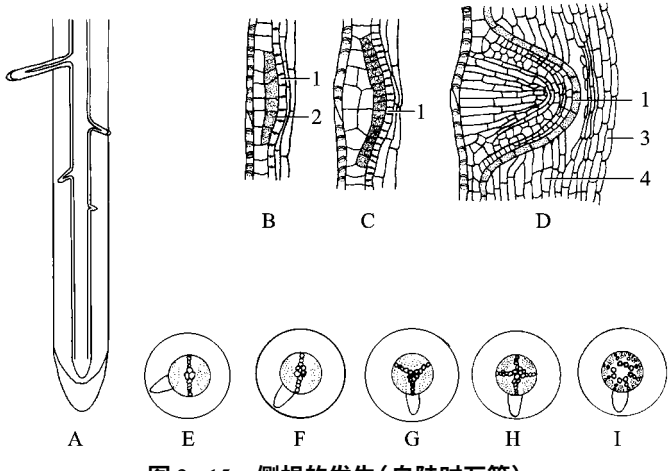


图 2-15 侧根的发生(自陆时万等)

A. 侧根发生的位置 B~D. 侧根发育的三个阶段(B. 中柱鞘细胞转变为分生细胞 C. 分生细胞进行平周分裂 D. 侧根发育后期) E~I. 侧根发生的位置与根原型的关系(E,F. 二原型 G. 三原型 H. 四原型 I. 多原型)

1. 内皮层 2. 中柱鞘 3. 表皮 4. 皮层

侧根在母根组织中的位置,在同一种植物中常常是稳定的,这与内部的中柱鞘细胞有一定的关系,并不是所有中柱鞘细胞都能产生侧根,在二原型根中,侧根在

韧皮部与木质部之间产生，在三原型和四原型根中，侧根的发生在木质部脊的位置，而在多原型根中侧根的发生正对着韧皮部。

三、根的次生生长与次生结构

根的次生生长（secondary growth）是根的侧生分生组织活动的结果，侧生分生组织一般分为两类 维管形成层和木栓形成层。形成层的细胞保持旺盛的分裂能力，细胞分裂、生长和分化，维管形成层产生次生维管组织，木栓形成层形成周皮，结果使根加粗。一般一年生草本双子叶植物和单子叶植物的根无次生生长，而裸子植物和木本双子叶植物的根，在初生生长结束后，经过次生生长，形成次生结构（secondary structure）。

（一）维管形成层的产生与活动

根维管形成层的产生首先是在根的初生木质部和初生韧皮部之间保留的原形成层的细胞恢复分裂能力，进行平周分裂，因此，开始时，维管形成层呈条状，其条数与根的类型有关，几原型的根即为几条，如在二原型根中为两条，在四原型根中为四条。由木质部的凹陷处向两侧发展，到达中柱鞘，这时位于木质部脊的中柱鞘细胞脱分化，恢复分裂的能力，参与形成层的形成，使条状的维管形成层片段相互

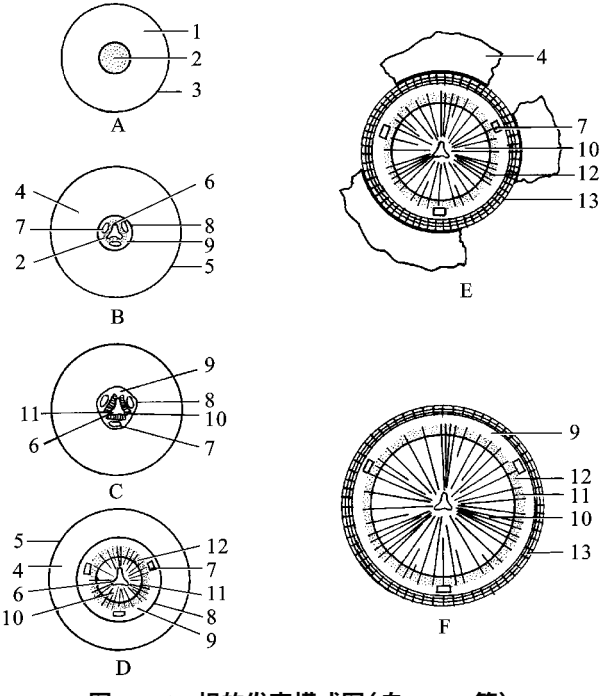


图 2－16　根的发育模式图（自 Raven 等）

A. 初生分生组织　B. 初生结构　C. 形成层的发生　D. 形成层环形成　E. 周皮形成，中柱鞘以外的组织撕坏　F. 次生结构

1. 基本分生组织　2. 原形成层　3. 原表皮　4. 皮层　5. 表皮　6. 初生木质部　7. 初生韧皮部　8. 内皮层　9. 中柱鞘　10. 次生木质部　11. 形成层　12. 次生韧皮部　13. 周皮

连接成一圈,完全包围了中央的木质部,这就是形成层环(cambium ring)。最初的形成层环形状与初生木质部相似,以后由于位于韧皮部内侧的维管形成层部分形成较早,分裂快,所产生的次生组织数量较多,把凹陷处的形成层环向外推移,使整个形成层环成为一个圆环(图 2-16)。

维管形成层出现后,主要进行平周分裂。向内分裂形成次生木质部(secondary xylem),加在初生木质部外方,向外分裂产生次生韧皮部(secondary phloem),加在初生韧皮部内方,两者合称次生维管组织。由于这一结构是由维管形成层活动产生的,区别于顶端分生组织形成的初生结构而被称之为次生结构。一般形成层活动产生的次生木质部数量远远多于次生韧皮部,因此在横切面上次生木质部所占比例要比韧皮部大得多。形成层细胞除进行平周分裂外,还有少量的垂周分裂,增加本身细胞数目,使圆周扩大,以适应根的增粗。

在被子植物中,次生木质部的细胞组成为导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞,次生韧皮部的细胞组成为筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞,组成成分基本上与初生结构相同。在次生结构中,出现了维管射线(vascular ray),为径向排列的薄壁细胞,在木质部的称木射线(xylem ray,wood ray),在韧皮部的称韧皮射线(phloem ray)。维管射线在对着木质部脊的地方常常格外宽大,其韧皮射线细胞由于切向扩展而形成喇叭口状,以此适应圆周的扩大,这种宽大的维管射线被称之为次生维管射线。

(二) 木栓形成层的产生与活动

维管形成层的活动使根增粗,中柱鞘以外的成熟组织被破坏,这时根的中柱鞘细胞恢复分裂能力,形成木栓形成层(phellogen,cork cambium),木栓形成层进行平周分裂,向外分裂产生木栓层(cork,phellem),向内分裂产生栓内层(phelloderm),三者共同组成周皮,代替外皮层起保护作用,为次生保护组织。木栓层细胞成熟时为死细胞,壁栓质化,不透水,不透气,细胞排列紧密,使外方的组织因营养断绝而死亡。

根中最早形成的木栓形成层起源于中柱鞘细胞,但木栓形成层是有一定寿命的,活动一年或几年后停止活动,新的木栓形成层在周皮以内起源,常由次生韧皮部细胞脱分化、恢复分裂的能力形成木栓形成层。

(三) 根的次生结构

根的维管形成层与木栓形成层的活动形成了根的次生结构(图 2-17),主要包括周皮、次生韧皮部、次生木质部、维管形成层和维管射线。在根的次生结构中,最外侧是起保护作用的周皮。周皮的木栓层细胞径向排列十分整齐,木栓形成层之下是栓内层,栓内层和中柱鞘细胞难以分清。次生韧皮部呈连续的筒状,其中含有筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞,较外面的韧皮部只含有纤维和贮藏薄壁细胞,老的筛管已被挤毁。次生木质部具有孔径不同的导管,大多为梯纹、网纹和孔纹导管。除导管外,还可见纤维和薄壁细胞。径向排列的薄壁细胞群横贯次生韧皮部和次生木质部,称维管射线。其中在韧皮部的部分叫韧皮射线 在木质部的部分叫木射线。在有些植物的根中,对着木质部脊,形成了宽大的维管射线。

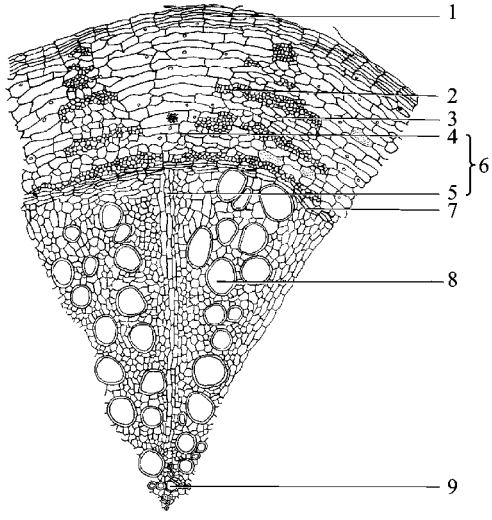


图 2－17　棉老根的次生结构(方瑾绘制)

1. 周皮　2. 韧皮纤维　3. 韧皮部　4. 韧皮射线　5. 木射线
6. 维管射线　7. 形成层　8. 次生木质部　9. 初生木质部

四、根瘤与菌根

种子植物的根与土壤中的微生物有着密切的关系,两者形成特定的结构,彼此互利,土壤中的微生物从根的组织内得到所需物质,而植物同样由于微生物的影响而得到好处。两种生物生活在一起相互有利的关系,称为共生(symbiosis)。根与微生物间的共生现象有两种,即根瘤(root tubercle,root nodule)和菌根(mycorrhiza)。

(一) 根瘤

根瘤是植物地下部分的瘤状突起,在豆科植物中发现较多,是土壤中的根瘤菌侵入到根内而产生的共生体。根瘤的形状和大小因为植物种类不同而异。根瘤菌是一群具有固氮能力的短小杆菌,群集生活在根毛周围,能穿过根毛细胞的细胞壁而进入根毛之内,然后沿根毛向内侵入到皮层,根瘤菌的分泌物刺激皮层细胞进行迅速分裂,使皮层细胞数目增多,体积增大。与此同时,根瘤菌在皮层的薄壁细胞内大量繁殖,使中央的细胞充满根瘤菌,结果在根的表面形成了瘤状突起。根瘤菌的最大特点是具有固氮作用,根瘤菌中的固氮酶能将空气中游离氮转变为氨,供给植物生长发育的需要,同时根瘤菌可以从根的皮层细胞中吸取其生长发育所需的水分和养料。由于根瘤菌可以分泌一些含氮物质到土壤中或有一些根瘤本身自根部脱落,可以增加土壤肥力,为其他植物所利用,因此,农业生产上常施用根瘤菌肥或利用豆科植物与其他农作物轮作、套作或间作的栽培方法,达到少施肥增产的目的。不过根瘤菌和豆科植物的共生是有选择的,通常一种豆科植物只能与一种或

几种根瘤菌相互适应而共生,例如大豆根只能与大豆根瘤菌共生而形成根瘤。

除豆科植物外,在自然界还发现一百多种植物能形成根瘤,如木麻黄、罗汉松和杨梅等,与非豆科植物共生的固氮菌多为放线菌类。近年来,把固氮菌中的固氮基因转移到农作物和某些经济植物中已成为分子生物学和遗传工程的研究目标。

(二) 菌根

菌根为植物根与土壤中的真菌形成的共生体,菌根主要有两种类型,即外生菌根(ectotrophic mycorrhiza)和内生菌根(endotrophic mycorrhiza)。外生菌根的菌丝不能进入根的细胞中,可以包在幼根的表面,或穿入皮层细胞的细胞间隙中,以菌丝代替了根毛的功能,增加了根系的吸收面积,如云杉、松和山毛榉等植物的根上常有外生菌根;内生菌根的菌丝通过细胞壁进入到表皮和皮层细胞内,形成丛枝状的分枝,加强吸收机能,促进根内的物质运输,如柑橘、核桃、桑、杨树和兰科植物的根上具有内生菌根。除上述两类菌根外,也有内外兼生的菌根,即菌丝不仅包在幼根表面同时也深入到细胞中,称内外生菌根(ectendotrophic mycorrhiza),如苹果、银白杨和柳等。

真菌与高等植物共生,能够加强根的吸收能力,把菌丝吸收的水分、无机盐等供给绿色植物使用可以帮助植物生长;同时,菌根还能产生植物激素和维生素 B 等刺激根系的发育,分泌水解酶类促进根周围有机物的分解,从而对高等植物的生长发育有积极作用。而高等植物把它所制造的糖类及氨基酸等有机养料提供给真菌,以满足真菌生长发育的需要。

有些造林树种,在没有相应的真菌存在时,就不能正常生长,如松树在没有与它共生的真菌的土壤里,吸收养分少,生长缓慢,甚至于死亡。因此,在林业生产中,用人工方法接种真菌,或让种子感染所需要的真菌使其长出菌根,大大提高根的吸收能力,有利于在荒地上成功造林。现已发现在根上能形成菌根的高等植物有 2 000 多种,很多都是造林树种,如银杏、侧柏、桧、毛白杨和椴等等,许多经济植物,如小麦、葱和橡胶草等均能与真菌共生。

五、根的功能

根是植物适应陆生生活的重要器官,大多生长在土壤里,构成植物体的地下部分,其主要功能是吸收、输导、支持、合成和贮藏。根可以从土壤中吸收水分、二氧化碳和无机盐类,并通过根的维管组织输送到茎和叶;而叶所制造的有机物经过茎输送到根,再经根的维管组织输送到根的各部,以满足根的生长发育(详见第三章)。根系固着在土壤中,使茎、叶得以伸展,并能经受风雨和其他机械力量的袭击。

根还有合成功能,制造某些重要的有机物质,如氨基酸、植物激素和植物碱等。据研究根中所合成的氨基酸是蛋白质合成的必需氨基酸,被运送到生长部位构成蛋白质,而激素和生物碱对地上部分的生长发育具有重要作用。此外,根还有分泌

有机酸和贮藏的作用。

六、根的变态

前面介绍了根的一般结构和功能，但很多植物的根在长期发展过程中，其形态及功能发生了变化，这种变化可以遗传给下一代，并已成为这种植物的鉴别特点，这就是变态。根的变态主要有以下几种类型。

（一）贮藏根

贮藏根的主要功能是贮藏大量的营养物质，因此其根常肉质化，根据来源不同而被分为肉质直根和块根两大类。

1. 肉质直根（fleshy tap root）

肉质直根主要由主根发育而成。一棵植株上仅有一个肥大的直根，常常包括下胚轴和节间极度缩短的茎，茎上着生有许多叶子。具有侧根的部分即为主根，无侧根的部分由下胚轴发育而成，如胡萝卜、萝卜、甜菜和人参等的肉质直根。它们在外形上极为相似，但加粗的方式和贮藏组织的来源却不同，如胡萝卜根的增粗主要是由于维管形成层活动产生了大量的次生韧皮部，其内发达的薄壁组织贮藏了大量的营养物质；而萝卜根的增粗却主要是产生了大量次生木质部的缘故，木质部中有大量的薄壁组织贮藏了营养物质；甜菜根的增粗则是一种异常生长的状态，在正常的形成层之外，来源于中柱鞘和韧皮部的同心圆排列的形成层向内、向外分别产生木质部和韧皮部，其中含有大量的薄壁组织。

2. 块根（root tuber）

块根和肉质直根不同，主要由侧根或不定根发育形成，因此在一株植物上可以形成许多块根。块根的形状不规则，其膨大的原因多为异常生长所致，如甘薯，除正常位置的形成层外，维管形成层可以在各个导管群或导管周围的薄壁组织中发育，向着导管的方向形成几个管状分子，背向导管产生几个筛管和乳汁管，同时在这两个方向上还有大量的贮藏薄壁组织细胞产生。

（二）气生根

通常根生活在土壤中，但有些植物的根却生活在地面以上的空气中，广义的气生根包括了所有生活在空气中的不定根。常见的有下列几种类型。

1. 支柱根（prop root）

支柱根主要是一种支持结构，可以伸入土壤起支持作用，小型的支柱根常见于玉米等禾本科植物，在茎基部的节上发生许多不定根，先端伸入土壤中，并继续产生侧根，成为增强植物整体支持的辅助根系。较大的支柱根可见于露兜树属，也常见于榕树，从枝上产生很多不定根，垂直向下生长，到达地面后即伸入土壤中，再产生侧根，以后由于支柱根的次生生长，产生强大的木质部支柱，起支持和呼吸的作用。

2. 攀援根（climbing root）

有些植物的茎细长柔软不能直立，如常春藤、凌霄花和络石等，其上生有无数

很短的不定根，能分泌黏液，以此固着于他物之上而向上生长，称为攀援根。

3. 呼吸根（respiratory root）

呼吸根存在于一部分生长在沼泽或热带海滩地带的植物，如水松和红树等。由于生在泥水中，呼吸十分困难，因而有部分根垂直向上生长，进入空气中进行呼吸，称为呼吸根。呼吸根中常有发达的通气组织。

4. 寄生根（parasitic root）

寄生根也称吸器，是寄生于植物茎上而发育的不定根，可以伸入寄主体内，与寄主的维管组织相连通，吸取寄主的养料和水分供本身生长发育的需要，如菟丝子的寄生根（图2－18）。

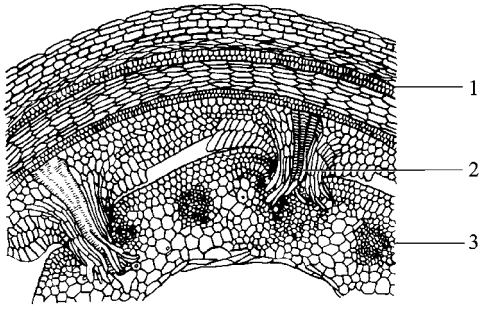


图2－18 菟丝子的寄生根（自 Gieseen）
1. 菟丝子茎的纵切 2. 寄生根 3. 寄主茎的横切

第三节 茎

茎（stem）一般生长在地面以上（也有些生于地下或水中），是连接叶和根的轴状结构，其上着生有叶，是植物的营养器官之一。地上部分的生态环境相对变化较大，因而茎的形态结构比根复杂。

一、茎的基本形态

（一）茎的外形

茎是植物地上部分的轴，其上着生叶、花和果实。着生叶和芽的茎称为枝或枝条（shoot）（图2－19）。一般种子植物的茎多为圆柱形，但也有三棱形和四棱形的茎。茎的长短大小差别很大，从数厘米到百米以上。从茎的质地上看，茎内含木质部成分少的称为草本植物（herbaceous plant），而茎干坚硬，大部分由木质部组成的植物茎称木本植物（woody plant）。

茎上着生叶和芽的位置称为节（node），两节之间的部分为节间（internode）。有些植物的节很明显，如玉米和各种竹子的茎。各种植物茎的节间长短不一，有些植物的节间很长，如瓜类植物的节间长达数十厘米；有些植物则很

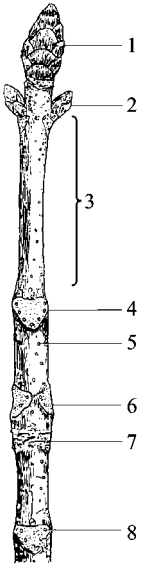


图2－19 山毛榉的枝条（自高信曾）
1. 顶芽 2. 腋芽 3. 节间 4. 节 5. 皮孔 6. 叶痕 7. 芽鳞痕 8. 束痕

短，如蒲公英节间极度缩短，被称为莲座状植物；甚至于同一种植物中有节间长短不一的茎，如苹果的长枝，节间长，节上长叶，是营养生长时的茎，而苹果的短枝，节间短，花着生在节上，亦称果枝，可以认为是生殖生长时的茎。茎上的叶子脱落后留下的痕迹称为叶痕（leaf scar），不同植物的叶痕形状和大小各不相同，在叶痕内，还可以看到叶柄和茎内维管束断离后留下的痕迹，称维管束痕，简称束痕（bundle scar）。在不同植物中，束痕的形状、束数和排列方式也不同。同样，将小枝脱落在茎上留下的痕迹称枝痕。有些植物茎上还可以见到芽鳞痕（bud scale scar），这是鳞芽开展时，其外的鳞片脱落后留下的痕迹，可以根据茎表面的芽鳞痕来判断枝条的年龄。有的植物茎表面可以见到形状各异的裂缝，这是茎上的皮孔，是植物气体交换的通道，皮孔的形态、大小与分布等，也因植物不同而异，因此，对于落叶乔木和灌木的冬枝，可以利用上述形态特点作为鉴别指标。

（二）芽的类型及构造

芽是幼态未伸展的枝、花或花序，包括茎尖分生组织及其外围附属物，将来可发育形成枝或花。

按在茎上发生的位置不同，芽可以分为顶芽（terminal bud）和腋芽（axillary bud）。一般生在主干或侧枝顶端的芽称顶芽，着生在叶腋处的称腋芽，腋芽因生在枝的侧面，也称侧芽（lateral bud）。大多数植物的叶腋内，有一个腋芽，但也有的植物叶腋内，可以生长两个以上的芽，一般将中间的一个芽称为腋芽，其他的芽称为副芽，如洋槐和紫穗槐有一个副芽，而桃和皂荚有两个副芽（accessory bud）。有些植物如悬铃木的侧芽为庞大的叶柄基部所覆盖，称为柄下芽（subpetiolar bud），这种芽直到叶子脱落后才显露出来。

另外，还有许多芽不是生长在枝顶或叶腋内，而是生长在茎的节间、老茎、根或叶上，这些没有固定着生部位的芽，被称为不定芽（adventitious bud），在营养繁殖时常常利用不定芽。与此相对应常把顶芽和腋芽称为定芽（normal bud）。

按芽鳞的有无，芽可分为裸芽（naked bud）和鳞芽（scaly bud）。大多数生长在温带的木本植物，芽外部形成鳞片或芽鳞，包被在芽的外面保护幼芽越冬，称鳞芽，鳞片脱落后在茎上留下的痕迹就是芽鳞痕。一般草本植物和有些木本植物的芽外没有芽鳞包被，这种芽称裸芽，如苦木的叶芽和核桃的雄花芽。

按所形成的器官性质的不同，芽可分为叶芽（leaf bud）、花芽（flower bud）和混合芽（mixed bud）（图2－20）。芽发育开放后形成茎和叶，这种芽称叶芽，亦称枝芽（branch bud），枝芽是枝条的原始体，由生长锥、幼叶、叶原基和腋芽原基构成。进一步发展形成花或花序的芽为花芽，花芽是花的原始体，由花萼原基、花瓣原基、雄蕊原基和雌蕊原基构成。如果一个芽开放后既生枝叶又有花形成，称混合芽，混合芽是枝和花的原始体，丁香、苹果在春天既开花又长叶，几乎同时进行，是混合芽活动的结果。

按生理状态的不同，芽又可分为活动芽（active bud）和休眠芽（dormant bud）。活动芽在当年可以开放形成新枝、新叶、花和花序，一般一年生草本植物的芽都是活动芽，而多年生木本植物，通常只有顶芽和顶芽附近的侧芽为活动芽，而下部的

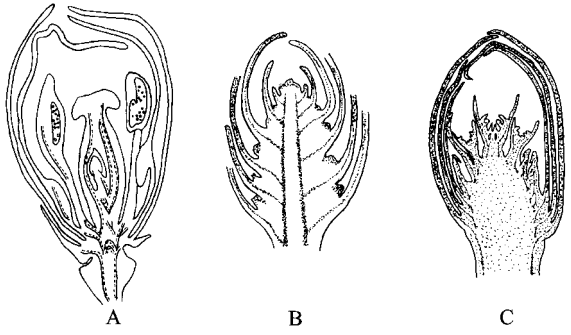


图 2-20 芽的类型(自陆时万、周仪等)
A. 花芽 B. 叶芽 C. 混合芽

叶芽平时不活动,始终以芽的形式存在,称为休眠芽,休眠芽可以在顶芽受到损害而生长受阻后开始发育,亦可能在植物一生中都保持休眠状态。

(三) 茎的生长习性和分枝

茎的生长方向与根相反,是背地性的,一般垂直向上生长,称为直立茎(erect stem),是茎的普通形式,但不同植物的茎在长期的进化过程中,有各自的习性,以适应外界环境,使叶在空间展开,尽可能充分接受阳光,制造食物,因此,根据其生长习性的不同,除直立茎外,茎还可分为攀援茎(climbing stem)、缠绕茎(twining stem)和匍匐茎(creeping stem)。

大多数植物的茎为直立茎。有些植物的茎细长柔软而不能直立,必须利用一些变态器官如卷须、吸盘等攀援于其他物之上,才能向上生长,如丝瓜、葡萄、豌豆、爬山虎等,这样的茎称攀援茎。缠绕茎也是细长柔软的茎,与攀援茎不同的是以茎本身缠绕于其他支柱物而上升,不形成特殊的攀援器官,如牵牛、紫藤等的茎。具有攀援茎和缠绕茎的植物统称为藤本植物。还有些植物的茎是平卧在地面上蔓延生长的,这种茎称匍匐茎,匍匐茎节间长,节上生有不定根,如草莓、甘薯等。

分枝是植物茎生长时普遍存在的现象,每种植物有一定的分枝方式,种子植物常见的分枝方式有单轴分枝(monopodial branching)和合轴分枝(sympodial branching)两种(图 2-21A,B)。

单轴分枝具有明显的顶端优势,由顶芽不断向上生长形成主轴,侧芽发育形成侧枝,侧枝又以同样的方式形成次级侧枝,但主轴的生长明显并占绝对优势,裸子植物和一些被子植物如杨树等的分枝方式为单轴分枝。

合轴分枝没有明显的顶端优势,顶芽只活动很短的一段时间后便死亡或生长极为缓慢,紧邻下方的侧芽开放长出新枝,代替原来的主轴向上生长,生长一段时间后又被下方的侧芽所取代,如此更迭,使树冠呈开展状态,更利于通风透光,大部分被子植物是这种分枝方式。假二叉分枝(false dichotomous branching)是合轴分枝的一种特殊形式,在丁香等对生叶序的植物中,顶芽下对生的两个侧芽发展成两个相同外形的分枝,从外表看与苔藓、蕨类植物的二叉分枝相似,因此称假二叉分枝(图 2-21C)。合轴分枝是较为进化的分枝方式。

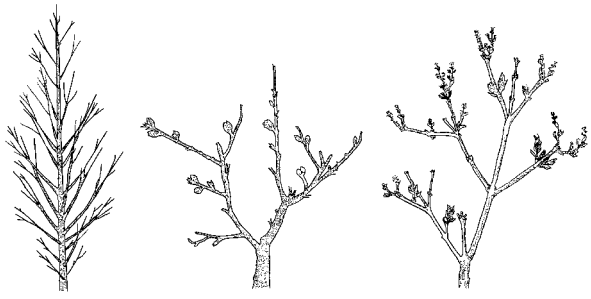


图 2－21　茎的分枝(自高信曾)
A. 单轴分枝　B. 合轴分枝　C. 假二叉分枝

禾本科植物如小麦、水稻等,它们的分枝方式与上述两种不同,其上部茎节上很少产生分枝,而分枝集中发生在接近地面或地面以下的茎节上,即分蘖节(tillering node)。分蘖节包括了几个节和节间,节与节间密集在一起,里面贮有丰富的有机养料,能在此产生腋芽和不定根,由腋芽形成的分枝称为分蘖(tiller),分蘖上又可以产生新的分蘖。在农业生产上,分蘖有重大意义,分蘖和产量有直接关系,如果分蘖数目过少,则产量低 若分蘖数目过多,则后期分蘖为无效分蘖,收获时穗子成熟较迟,常易引起病害,影响品质。分蘖的多少与施肥有关,因此,在栽培作物时适当施肥,争取植株初期生长快,分蘖多,对于增产有重大意义。

二、茎尖及其发育

(一) 茎的顶端分生组织

茎尖在茎的顶端,其结构和根尖基本相同,都具有顶端分生组织,但它的外面没有类似根冠的结构,而由许多幼叶紧紧包住,起保护作用,同时,由于茎顶端分生组织的活动产生叶原基和芽原基,使茎尖的结构比根尖更为复杂。

茎的顶端分生组织位于茎的最顶端,由顶端的原分生组织和由它衍生的初生分生组织构成,外形成圆丘状,有的较扁平或凹,有的为圆锥状,在胚胎发育时形成,以后随着幼苗的生长,它的大小、形状和生长速率都有相当大的变化,特别是从营养生长向生殖生长转化时变化更大。

茎尖的原分生组织的细胞没有任何分化,是一群具有强烈而持久分裂能力的细胞群,这些细胞不断分裂,向下产生的新细胞即为初生分生组织细胞。初生分生组织细胞一面继续分裂,一面开始长大分化,形成原表皮、基本分生组织和原形成层。原表皮细胞一层,排列紧密,其内的基本分生组织细胞比较大,排列不规则,原形成层束分布在基本分生组织中,细胞小而纵向伸长。

茎尖的分生组织也和根尖一样,有一定的排列结构。有不少解释顶端分生组织结构的学说,目前普遍接受的是原套－原体学说。依照这一学说,在被子植物中,茎尖顶端的外部由一层至几层排列整齐的细胞组成,只进行垂周分裂,仅增加

表面积而不能增加细胞层数,称为原套(tunica)。原套之内为一团细胞,可以进行各个方向的分裂,不断增加体积而使茎的顶端扩大,称为原体(corpus)(图 2-22)。一般认为原套的表层以后分化为原表皮,而其他组织并不是预先决定的,一般单子叶植物的原套通常只有 1 层,而双子叶植物的原套多为 3 ~ 4 层,裸子植物的茎端并不显示出原套-原体的组成而显示出细胞特征的区域分化,被称为细胞分区的概念。

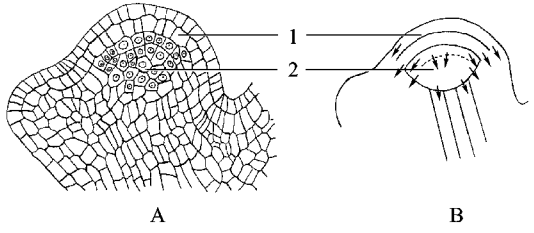


图 2-22 茎尖的纵切面(自高信曾)

A. 细胞图 B. 图解

1. 原套 2. 原体

在原分生组织的下面,初生分生组织细胞一边进行细胞分裂,一边分化,细胞伸长,在茎的外形上表现出迅速伸长,逐渐向成熟区过渡。以后细胞的个体长大基本停止,完成各种成熟分化,形成茎的初生结构。

(二) 叶原基和芽原基

叶和芽分别由叶原基和芽原基逐步发育而成。叶原基和芽原基起源于茎的顶端分生组织,在裸子植物和大多数被子植物中,顶端分生组织表面的第二层或第三层细胞平周分裂,在有些单子叶植物中顶端分生组织的表层细胞平周分裂,平周分裂的结果是向周围增加了细胞的数目,形成了突起,以后突起表面的细胞进行垂周分裂,里面的细胞进行各个方向的分裂,形成叶原基。芽原基在叶腋处发生,先由较外一二层细胞垂周分裂,将芽的分生组织和顶端其余分生组织分开,形成壳状区,以后由壳状区的二三层细胞发生平周分裂,以与叶原基相同的起源方式形成芽原基,芽原基具有和原来茎端一样的顶端分生组织。芽原基也可以在植物的其他部位产生,这种不在叶腋产生的芽统称为不定芽。叶原基和芽原基在开始发生时没有什么区别,一般腋芽原基的发生晚于叶原基,常在离开茎尖一段距离后发生。

叶原基和芽原基在顶端分生组织的表面发生,这种起源方式称为外起源。

三、茎的解剖结构

茎上着生有叶,因此其解剖结构比根复杂得多。幼茎与根一样也由 3 种组织系统构成,茎的初生结构在不同类群植物之间有非常复杂的变化,这是基本组织与维管组织相对分布不同造成的。

（一）双子叶植物茎的结构

1. 初生结构

双子叶植物茎的初生结构，可以分为表皮、皮层和维管柱 3 个部分（图 2－23，图 2－24）。

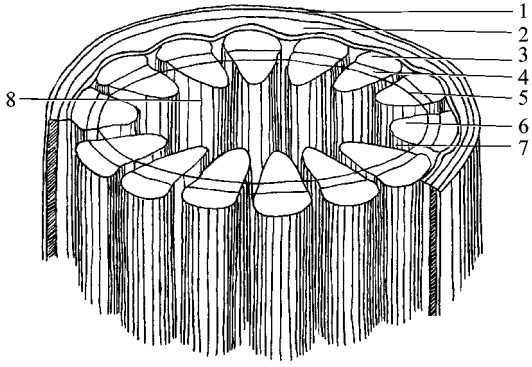


图 2－23　双子叶植物茎的初生结构立体图解（自周仪等）

1. 表皮　2. 皮层　3. 中柱鞘纤维　4. 初生韧皮部
5. 形成层　6. 初生木质部　7. 髓射线　8. 髓

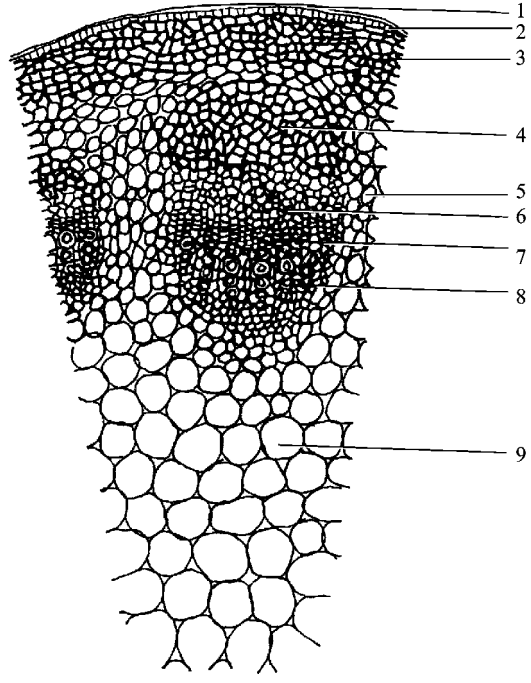


图 2－24　向日葵幼茎横切示初生结构（自周仪等）

1. 角质膜　2. 表皮　3. 厚角组织　4. 中柱鞘纤维　5. 髓射线
6. 初生韧皮部　7. 形成层　8. 初生木质部　9. 髓

（1）表皮 表皮是幼茎最外面的一层细胞，来源于初生分生组织的原表皮，是茎的初生保护组织。在横切面上表皮细胞为长方形，排列紧密，没有胞间隙，有各种表皮毛和气孔器分布。表皮细胞是生活细胞，有生活的原生质体，并贮有各种代谢产物，细胞中一般不含叶绿体，但具有质体。有些细胞特化形成气孔的保卫细胞，构成气孔器。在有些植物中，还可以形成各种具有特殊结构或内含物的表皮细胞。表皮细胞一般壁比较薄，但外切向壁较厚，并有不同程度加厚的角质膜，可以控制蒸腾，抵抗病菌的侵入。

幼茎的表皮细胞有一定的有丝分裂能力，可以不断分裂，增加细胞的数目以适应初生生长时茎的加粗。

（2）皮层 位于表皮之内，由基本分生组织发育，组成成分主要是薄壁细胞，细胞多层，排列疏松，有明显的胞间隙。在许多茎中，皮层的外围分化出厚角组织，形成一圈连续或不连续的脊状突起。近表皮处的厚角组织和薄壁组织细胞中常含有叶绿体，使幼茎呈绿色。有些植物茎的周围皮层中还存在有厚壁组织，主要是纤维，也可以看到石细胞和其他异细胞。

茎中一般没有内皮层，所以茎中皮层和维管组织的界限不如根中清楚，仅在少数双子叶草本植物茎、一些植物的地下茎或沉水植物的茎中可发育出具有凯氏带的内皮层，在一些植物幼小的茎中，皮层最内的一层或几层细胞含有丰富的淀粉，因此被称为淀粉鞘。

（3）维管柱 维管柱是皮层以内的部分，由于没有形态上可以分辨的内皮层，因而皮层和维管柱的界限在茎中并不明显。多数双子叶植物的维管柱包括维管束、髓和髓射线 3 部分。

初生维管束是指皮层以内由初生木质部和初生韧皮部构成的束状结构，来源于原形成层细胞，在茎尖最初为一圈染色深的细胞，随着叶原基的生长部分分化成原形成层，后来分化形成初生维管束。一般初生韧皮部在外，初生木质部在内，组成在同一半径上内外相对排列的维管束，这样的维管束称为外韧维管束（collateral bundle），是种子植物中的普遍类型，外韧维管束的初生木质部和初生韧皮部之间存在着束中形成层，是由顶端分生组织保留下来的具有分裂能力的细胞，将来可以分裂产生新的木质部和韧皮部。在裸子植物和大多数被子植物茎中，初生维管束成一轮分布，以此为界将基本组织分为皮层和髓。

初生韧皮部是由筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞构成，其主要功能是输导有机物。分化成熟的顺序与根中相同，为外始式，即原生韧皮部首先出现在原形成层的外部，后生韧皮部出现在内方。原生韧皮部的分化很早，较早地行使其功能，以后在茎的生长过程中被拉坏，由后生韧皮部执行输导的功能。原生韧皮部的薄壁细胞最后发育成韧皮纤维，由于处在中柱鞘的位置，又被称为中柱鞘纤维。

筛管是初生韧皮部中最主要的组成部分，由筛管分子纵向连接而成，每一筛管分子为一个长形的薄壁细胞，具有活的原生质体，在其发育过程中，原生质体变化很大，细胞核和液泡膜解体，线粒体和内质网退化，核糖体和高尔基体逐渐消失，随

着核的解体，出现了含蛋白质的物质称 P-蛋白，在电子显微镜下 P-蛋白表现为不同的形态，形成管状、丝状和颗粒状结构，在分化成熟的筛管分子中，这几种形态的 P-蛋白可以互相转化，随着液泡膜的解体，分散的 P-蛋白占据了细胞周围的位置，分散在细胞腔中。

筛管分子通常只有纤维素构成的初生壁，壁上具有筛域，筛域被认为是初生纹孔场的改变，筛域上具小孔和明显的原生质丝，原生质丝比初生纹孔场中的胞间连丝粗，并有胼胝质围绕，故称联络索，联络索连接相邻的筛管分子。筛板是筛分子端壁上的结构，是高度特化的筛域，具有较大的孔和较粗的联络索（图 2-25）。每一个联络索经过筛孔时，其周围都衬有胼胝质，胼胝质是一种不分支的 β-1,3 葡聚糖，沿着联络索的外层加厚，有时也沉积在筛域的表面，当筛管休眠或死亡时，联络索逐渐收缩，然后完全消失，胼胝质在筛孔附近形成垫状物，堵塞筛孔。在多数双子叶植物中，筛分子的功能只限于一个生长季，但葡萄和椴树等植物却能越冬活动两至多年，当次年春天筛管恢复活动时，筛管中产生胼胝质酶，胼胝质被水解逐渐变薄，联络索再次出现，筛管分子恢复原有的功能。在完全丧失作用的筛管分子中则没有胼胝质，筛域中的小孔完全暴露。

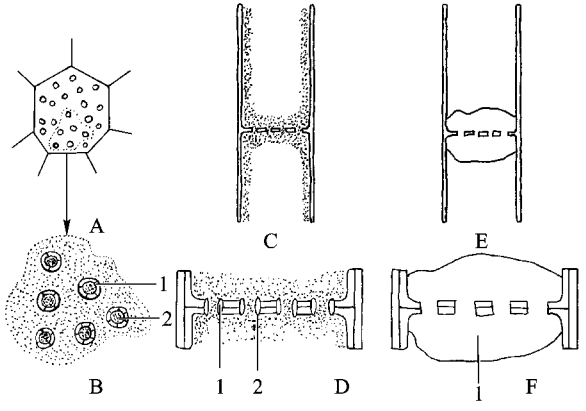


图 2-25　筛板结构的图解（自 Esue）

A,B. 筛板表面观　C～F. 筛板侧面观　（C,D. 具功能的筛板

E,F. 停止作用或处在休眠期的筛板）

1. 胼胝质　2. 联络索

伴胞是和筛管分子相伴而生并纵向伸长的薄壁细胞，位于筛管分子的旁边，在个体发育上与筛管分子来源于同一个分生组织细胞，这个细胞纵向分裂一次或几次，其中较大的形成筛管分子，其余几个则形成伴胞，因此一个筛管分子常结合一个或几个伴胞，伴胞中有明显的细胞核，细胞质浓厚，有许多细胞器，如核糖体和分化很好的线粒体，但质体较少，在与筛管分子相邻的壁上有初生纹孔场，胞间连丝由此通过，沟通筛管分子，为筛管分子提供能量。

韧皮薄壁细胞散生在整个初生韧皮部中，比伴胞大，一般是长形的，有贮藏作

用,常含有淀粉、脂肪和晶体等。

韧皮纤维在韧皮部常聚集成束,起机械支持作用。韧皮纤维一般比较长,木质化程度比较低,是纺织工业的重要原料。麻、亚麻的韧皮纤维壁没有木质化,由纤维素构成,比较柔软,可以织出精细的纺织品;而大麻、黄麻、洋麻等则木质化程度高,可以织麻袋等粗织品。

初生木质部由导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞组成,主要功能是输导水分和无机盐,并兼有支持作用。初生木质部分化成熟的发育顺序是内始式,这是茎的重要特征,和根内木质部的发育正好相反,是由内向外逐渐成熟。原生木质部在最里面,一般只有环纹、螺纹的管状分子被包在薄壁组织中,缺乏纤维;后生木质部在原生木质部的外面,后成熟,由木薄壁细胞、木纤维和梯纹、网纹、孔纹的管状分子组成,两者的管状分子孔径差别不大。随着后生木质部的形成,原生木质部的管状分子多被挤毁消失。

导管是被子植物重要的输导结构,由导管分子末端相连而成。导管分子末端的端壁上形成穿孔,在细胞发育时,幼小的导管分子有连续的初生壁,后来在将形成穿孔的地方胞间层膨胀,可能是由于细胞内生活的原生质体作用,溶去了初生壁和胞间层,次生壁加厚时在穿孔边缘形成一圈;管胞则是通过侧壁上的纹孔相连,因而输导能力差,兼有支持作用。有趣的是,导管分子和管胞维持植物生命活动的能力是在本身死亡之后,这时原生质解体仅留下了细胞壁。

植物木质部管状分子分化中的细胞程序性死亡

细胞程序性死亡(programmed cell death,简称 PCD)是生物体发育过程中普遍存在的。在发育的特定阶段发生的细胞死亡也称做凋亡(apoptosis),它不同于细胞的坏死,是由特定的内部或外部因素诱导启动了细胞内业已存在的、由基因编码的‘死亡程序’而导致的细胞死亡。它和细胞分裂一样,是维持生物体正常发育所必需的。从形态学上看,首先是核染色质固缩分离,趋近核膜,随后细胞质也浓缩、变形,并随之又分成许多小块,同时细胞质向外出芽,形成小泡,然后形成了膜包围的凋亡小体,最后被周围细胞吸收,这些步骤的时序性很强。而坏死则是核和细胞膜都坏死,没有时序性,最后整个细胞破裂而死。在生物化学上,PCD 最明显的特征是 DNA 被 DNA 酶Ⅰ内切而降解,这可用原位末端标记、作总 DNA 电泳形成典型的梯状条带(DNA ladder)等方法证明。

植物木质部中运输水分和无机盐的成熟管状分子是没有原生质体的死细胞。近年的研究证明,它的分化过程就是典型的 PCD 过程。用原位末端标记和总 DNA 电泳形成梯状条带证明,在这类细胞分化的初期就出现了 DNA 片段化。原生质体的变化也说明此过程是典型的 PCD,细胞核逐步变得极不规则,染色质高度凝集,有些细胞核的核周腔膨大,核周腔内存在着包裹有核物质的内膜突起,有些细胞核出芽而变得不规则,最后核膜消失,细胞核解体。线粒体有两种解体方式,一种为内部结构紊乱,嵴极不清晰,线粒体皱缩变形;另一种为线粒体出现一些电子

密度低的透明区，进而裂开。内质网囊泡化，相邻的内质网槽库之间相互连接，形成分隔。内质网和液泡共同行使溶酶体的功能，吞噬各种细胞器。解体后的产物可能有两种去向，一是通过纹孔运输到邻近的细胞中，二是转化成构建自身次生壁的物质。另外，还鉴定出在木质部分化中存在的 DNase，在脱分化中和形成层休眠期停止木质部分子分化后其活性消失，而且其活性可被 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 激活，被 EDTA 和 EGTA 以及高浓度的 Zn^{2+} 抑制。这就说明此酶可能是细胞程序死亡开始时降解 DNA 的酶。有的研究发现阿拉伯半乳糖蛋白（AGPs）可能是木质部分化中死亡程序启动的标志，在有些研究中已克隆到与木质部分子分化有关的基因，如在火炬松木质部分子分化中特异表达的 *cDNA－PtX3H6* 和 *PtX14A9*，在 Zinnia 叶肉培养系统中，管状分子分化中特异表达的 *TED1* 至 *TED4*，这些基因都参与了木质部分化中 PCD 的调节。近来的研究还证明，在动物细胞编程死亡中起着重要作用的 caspase3 和 caspase8 的类似物也存在于此过程中。大量的研究早已证明 IAA 是诱导木质部细胞分化的重要因子，因此可能就是死亡因子，最新的研究说明 IAA 结合蛋白 ABP1 可能就是此死亡因子的受体。我们由此提出了木质部细胞分化的模式图（图 2－26）。

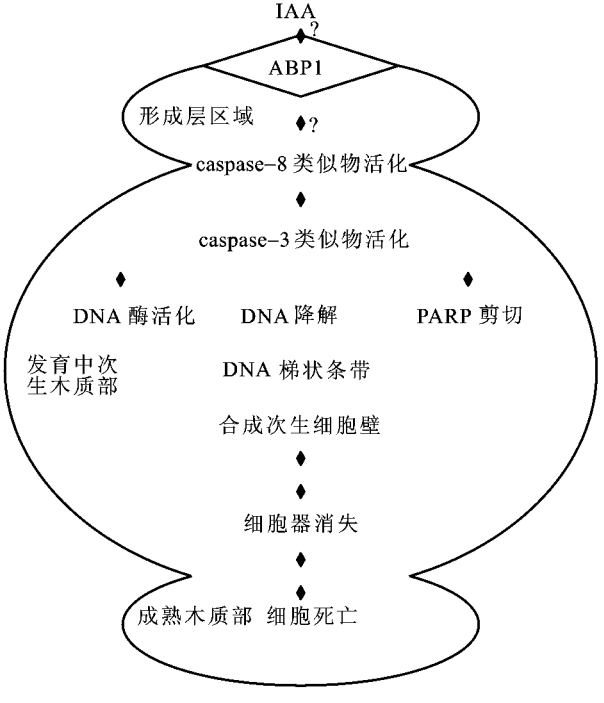


图 2－26　木质部细胞分化模式图

参考文献

1　王雅清，崔克明．杜仲次生木质部导管分子分化中的程序性死亡．植物学报，1998，40：1102～1107

2. Cao J，He X Q，Wang Y Q，Sodmergen，Cui K M. Programmed cell death during xylem differentiation in *Eucommia ulmoides*. Acta Bot Sin，2003，45：1465～1474

3. Mwange K′N K，Hou H W，Cui K M. Relationship between endogenous indole-3-acetic acid

and abscisic acid changes and bark recovery in *Eucommia ulmoides* Oliv After girdling. J Exp Bot, 2003, 54: 1899 ~ 1907

4. Ye Z H. Vascular tissue differentiation and pattern formation in plants. Annu Rev Plant Biol, 2002, 53: 183 ~ 202

（崔克明 北京大学生命科学学院 教授）

木薄壁细胞是木质部的薄壁细胞，在原生木质部中含量较多，其壁常木质化，但却是活细胞，细胞内含有淀粉、油类、单宁等后含物，有贮藏作用。

木纤维在后生木质部中含量较多，是长形的细胞，有木质化的次生壁，具有机械支持的作用。

如前所述，外韧维管束是种子植物的普遍类型，也有些植物在初生木质部的里面又分化出内生韧皮部而形成双韧维管束（bicollateral bundle），这类维管束常见于葫芦科、旋花科、茄科、夹竹桃科等植物茎中，其中以葫芦科茎中最为典型。在双韧维管束中，形成层一般在外生韧皮部和木质部之间存在。此外，还有一类同心维管束，包括了初生韧皮部包围初生木质部的周韧维管束（amphicribral bundle）和初生木质部包围初生韧皮部的周木维管束（amphivasal bundle），前者是木质部在中央，外面由韧皮部所包围，这种类型的维管束可以在被子植物的花、果实和胚珠的小维管束上看到；后者正相反，是韧皮部在中央，外面由木质部所包围，存在于一些单子叶植物如朱蕉、鸢尾等的茎中和一些双子叶植物如大豆、酸模和秋海棠的髓维管束中（图 2－27）。

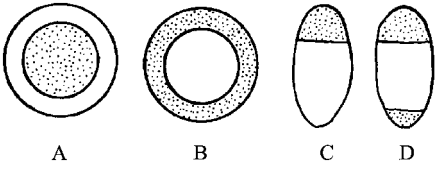


图 2－27 维管束的类型图解
A. 周木维管束 B. 周韧维管束
C. 外韧维管束 D. 双韧维管束

髓（pith）是茎的中心部分，一般由薄壁组织细胞组成，来源于原形成层束以内的基本分生组织，通常能贮藏各种后含物如单宁、晶体和淀粉粒等，有些植物茎的髓中有石细胞。在髓的周围部分有紧密排列的小细胞称环髓带（perimedullary zone），环髓带与髓中心部分区别明显。有些植物茎在生长过程中，髓成熟较早，节间部分的髓常被拉坏，形成片状髓或髓腔。

髓射线（pith ray）是维管束之间的薄壁组织，位于皮层和髓之间，在横切面上呈放射状，外连皮层内通髓，有横向运输的作用，同时也是茎内贮藏营养物质的组织。髓射线亦是由基本分生组织而来的，称为初生射线，在大多数木本植物中，髓射线窄，常为单列细胞或二列细胞，而草本双子叶植物则有较宽的髓射线。

2. 次生结构

多年生双子叶植物茎与裸子植物的茎，在初生结构形成以后，侧生分生组织活动使茎加粗。侧生分生组织和根中一样，包括维管形成层与木栓形成层两类。维管形成层和木栓形成层细胞分裂、生长和分化，产生次生结构的过程称次生生长，由此产生的结构称次生结构（图 2－28）。

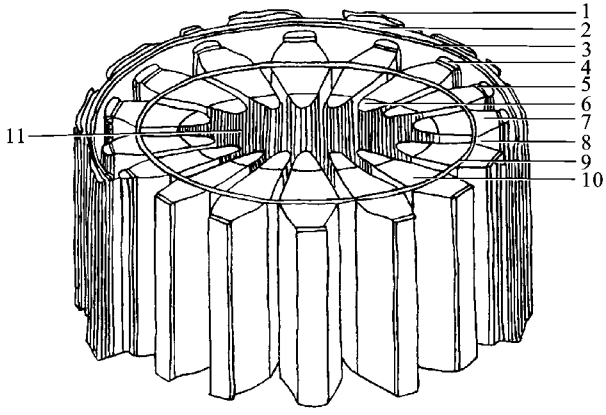


图 2－28　茎的次生结构立体图解(自周仪等)

1. 表皮与皮层的碎片　2. 木栓层　3. 木栓形成层　4. 韧皮纤维　5. 初生韧皮部
6. 初生木质部　7. 次生韧皮部　8. 髓射线　9. 形成层　10. 次生木质部　11. 髓

(1) 维管形成层的来源及活动　初生分生组织的原形成层在分化形成维管束时,并没有全部分化,而是在初生韧皮部和初生木质部之间保留了一层具有分裂潜能的细胞,这层细胞不断伸长,侵入生长形成了形成层的纺锤状原始细胞,到了次生生长开始时,有些纺锤状原始细胞横向分裂形成射线原始细胞,至此产生束中形成层(fascicular cambium)。当束中形成层开始活动后,初生维管束之间与束中形成层部位相当的髓射线薄壁细胞脱分化,恢复分裂的能力,形成次生分生组织束间形成层(interfascicular cambium),并与束中形成层相连接,形成一个连续的维管形成层(图 2－29,图 2－30)。维管形成层的细胞组成是纺锤状原始细胞和射线原始细胞(图 2－31)。纺锤状原始细胞为长梭形,两头尖,切向扁平,长度可比宽度大许多

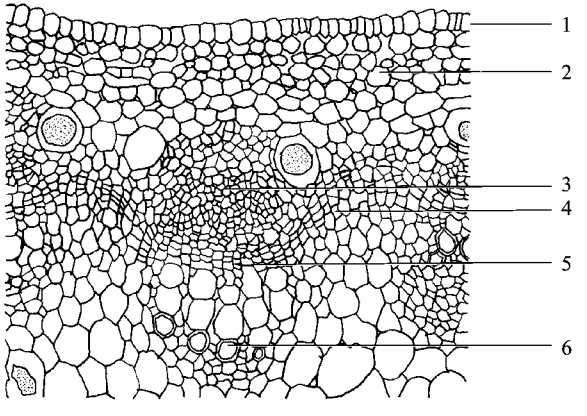


图 2－29　维管形成层的起源(自 Esue)

1. 表皮　2. 皮层　3. 韧皮部　4. 束间形成层
5. 束中形成层　6. 木质部

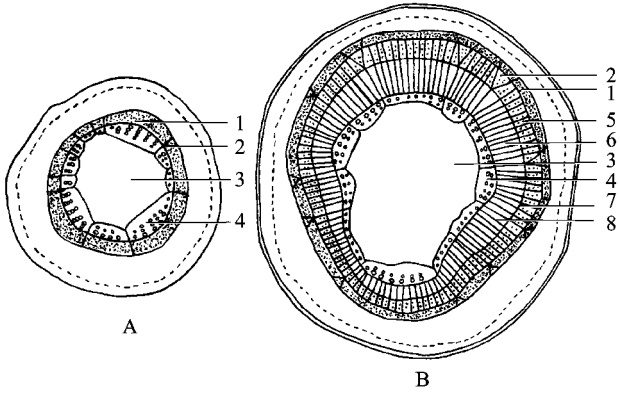


图 2－30 椴属(*Tilia*)茎的横切面简图(自 Esue)

A. 初生结构 B. 开始次生生长后的结构

1. 初生韧皮部 2. 髓射线 3. 髓 4. 初生木质部 5. 次生韧皮部 6. 次生木质部 7. 形成层 8. 维管射线

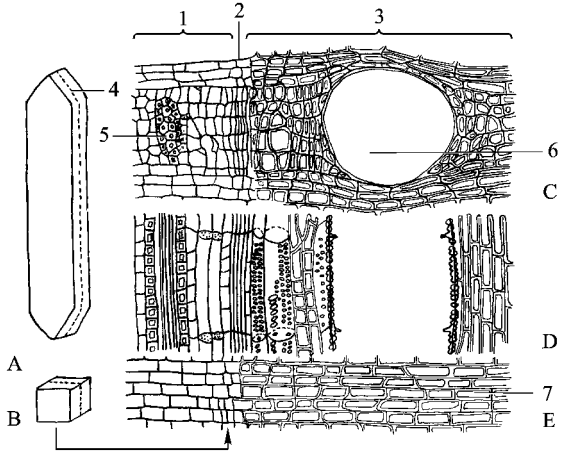


图 2－31 维管形成层的组成及衍生细胞(自高信曾)

A. 纺锤状原始细胞图解 B. 射线原始细胞图解 C. 茎横切面的一部分 D. 为 C 的径向纵切 E. 径向纵切(示射线)

1. 韧皮部 2. 形成层 3. 木质部 4. 平周分裂 5. 纤维 6. 导管 7. 射线

倍,细胞质较稀薄,具有大液泡或分散的小液泡,细胞核相对较小,春天时细胞壁上有显著的初生纹孔场,细胞分裂可形成纤维、导管、管胞、筛管和伴胞等,构成茎的轴向系统。射线原始细胞基本上是等径的,细胞小,分裂产生射线细胞,构成植物的径向系统。

纺锤状原始细胞分裂时以平周分裂为主,即纺锤状原始细胞分裂一次形成的两个子细胞,一个向外分化出次生韧皮部原始细胞或向内分化出次生木质部原始细胞,另一个则仍保留为纺锤状原始细胞(图 2－32)。一般来讲,往往在形成数个

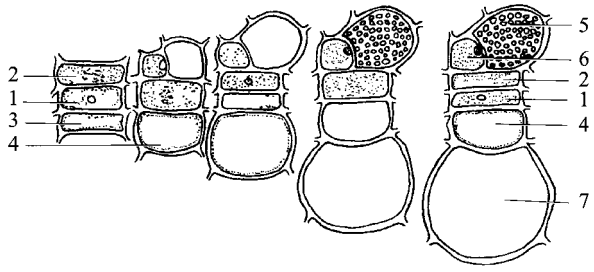


图 2－32　形成层纺锤状原始细胞平周分裂和分化的过程图解(自高信曾)

1. 形成层纺锤状原始细胞　2. 韧皮部母细胞　3. 木质部母细胞

4. 木质部母细胞进一步分化　5. 筛管　6. 伴胞　7. 导管

次生木质部细胞后才形成一个次生韧皮部细胞,因此次生木质部细胞的数量明显多于次生韧皮部细胞,由于次生木质部数量多,茎部增粗,形成层环被推向了外围,形成层环要扩张,以适应茎的增粗,必须进行垂周分裂以此来增加本身的数目。形成层的垂周分裂分为径向或斜向两种,若为径向的垂周分裂,即维管形成层的一个纺锤状原始细胞垂直地分裂成两个细胞,则维管形成层的细胞本身排列十分规则,呈水平状态,称叠生形成层,如洋槐 若为斜向的垂周分裂,两个子细胞互为侵入生长,则使维管形成层细胞的长度和弦切向的宽度都大为增加,其细胞排列一般不规则,称非叠生形成层,如杜仲、核桃和鹅掌揪等(图 2－33)。

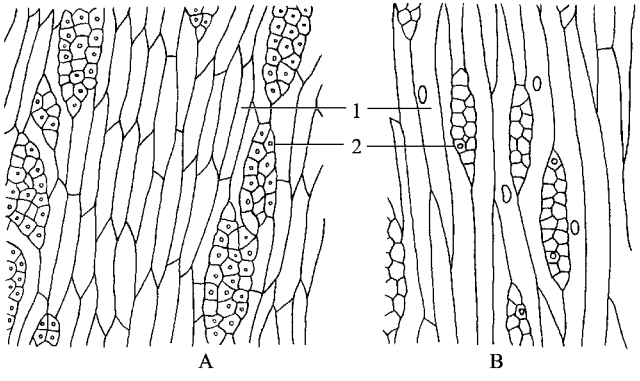


图 2－33　形成层的类型(自李正理、张新英)

A. 洋槐的叠生形成层　B. 杜仲的非叠生形成层

1. 纺锤状原始细胞　2. 射线原始细胞

射线原始细胞也是以平周分裂为主,分别向内和向外分裂产生木射线和韧皮射线。随着茎的增粗,射线的数目要增加,以加强横向运输,新的射线原始细胞来源于纺锤状原始细胞,由纺锤状原始细胞横向分裂形成。

维管形成层理论上为一层原始细胞,但在形成层活动高峰时,新生细胞的增加非常迅速,较老的细胞还未分化,很难将原始细胞和它们刚刚衍生的细胞分开,因此形成了一个维管形成层带,包含了几层尚未分化的细胞。

在温带和亚热带,形成层的活动受季节影响,呈周期性活动规律,一般春季开始活动,且活动逐渐旺盛,到夏末秋初,活动逐渐减弱,到了冬季,则停止活动进入休眠状态。

(2) 次生木质部 形成层细胞活动时,产生的次生木质部数量远远多于次生韧皮部,因此木本植物的茎中,次生木质部占了大部分,树木生长的年数越多,次生木质部的比例就越大,而初生木质部和髓所占比例很小或被挤压而不易识别。次生木质部构成了茎的主要部分,是木材的主要来源。

双子叶植物次生木质部的组成成分和初生木质部相似,包括有导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞,但细胞均有不同程度的木质化。次生木质部中的导管以孔纹导管最为常见,一般双子叶植物草本茎中次生木质部导管与管胞以网纹和孔纹为主,而在木本茎中全为孔纹导管,导管的数目、孔径大小及分布情况,常因植物种类不同而不一样。次生木质部中,木纤维数量较初生木质部为多,是构成次生木质部的主要成分之一,木薄壁细胞分为横向排列和纵向排列两大类(图 2-34)。

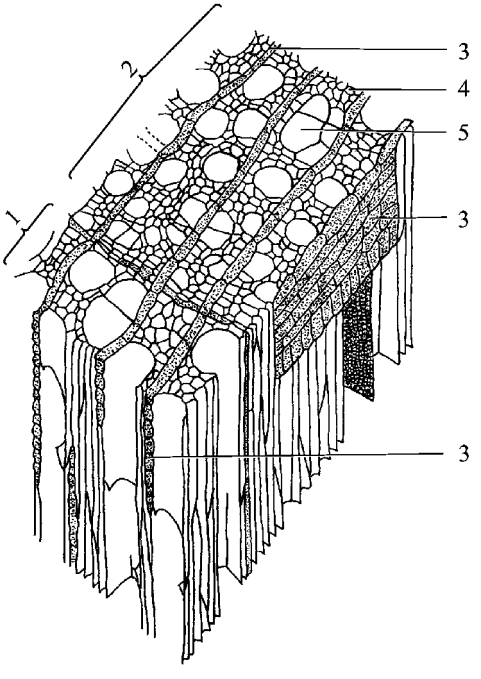


图 2-34 柳树茎的次生木质部立体图解(自戴伦焰)

1. 早材 2. 晚材 3. 木射线 4. 木薄壁细胞 5. 导管

在多年生木本植物茎的次生木质部中,可以见到许多同心圆环,这就是年轮(annual ring),年轮的产生是形成层每年季节性活动的结果。在有四季气候变化的温带和亚热带,春季温度逐渐升高,形成层解除休眠恢复分裂能力,这个时期水分充足,形成层活动旺盛,细胞分裂快,生长也快,形成的木质部细胞孔径大而壁薄,纤维的数目少,材质疏松,称为早材(early wood)或春材;由夏季转到冬季,形成层活动逐渐减弱,环境中水分少,细胞分裂慢,生长也慢,所形成的次生木质部细胞体积小,导管孔径小且数目少,而纤维的数目则比较多,材质致密,这个时期形成的木质部称为晚材(late wood)或夏材。早材和晚材共同构成一个生长层(growing layer, graving ring),即一个年轮,代表着一年中形成的次生木质部,早材和晚材的数量受环境条件和植物种类的影响。同一年的早材与晚材的变化是逐渐过渡的,没有明显的界限,但经过冬季的休眠,前一年的晚材和后一年的早材之间形成了明显的界限,称年轮线,没有季节性变化的热带地区,没有年轮产生。树木的年龄记录在年轮上,每长一岁年轮便增加一

圈，可根据年轮判断植物的年龄，同时由于每年树木的生长受环境因素的影响，也在年轮上留下了痕迹，年轮的宽窄不尽相同，可用于判断某一地区气候条件的变化。树木年代学已成为研究气候史和考古纪年的工具，科学家已经证实，年轮记录的各种情况，同历史记载的长期干旱和饥荒是一致的。在正常情况下，年轮每年可形成一轮，但在有些植物中一年内可以形成几个年轮，称假年轮（fasle annual ring），如柑橘属植物，另外环境条件的不正常如干旱、虫害也会导致假年轮的产生。

在多年生木本植物茎的次生木质部中，形成层每年向内形成次生木质部，结果越靠近中心部分的木质部年代越久，因而有了心材（heart wood）和边材（sap wood）之分。靠近形成层部分的次生木质部颜色浅，是边材，为近 2～5 年形成的年轮，含有活的薄壁细胞，导管和管胞具有输导功能，可以逐年向内转变为心材，因此心材可以逐年增加，而边材的厚度却比较稳定；心材是次生木质部的中心部分，颜色深，为早年形成的次生木质部，全部为死细胞，薄壁细胞的原生质体通过纹孔侵入导管，形成侵填体，堵塞导管使其丧失输导功能，心材中木薄壁细胞和木射线细胞成为死细胞，由于侵填体的形成和一些物质，如树脂、树胶、单宁及油类渗入细胞壁或进入细胞腔内，木材坚硬耐磨，并有特殊色泽，如胡桃木呈褐色，乌木呈黑色，使心材更具有工艺上的价值。

由于木材和人类生活关系密切，有关次生木质部的研究工作已发展成为一门独立的学科，称木材解剖学。该学科根据导管孔径的大小、导管的分布、长短、壁的厚度以及纤维的长短、数目、加厚情况，还有薄壁细胞和导管的排列关系来判断木材的种类、性质、优劣和用途，从而为植物的系统发育、亲缘关系以及植物与环境的关系研究提供科学依据，同时对木材的选择与合理利用具有指导意义。

要更好地理解次生木质部的结构，就必须从木材的三种切面即横切面（cross section）、径向纵切面（tangential section）和切向纵切面（radial section）上对其进行比较观察（图 2－35），从而建立立体模型。横切面是与茎的纵轴垂直所做的切面，可见到同心圆环似的年轮，在横切面上所见到的导管、管胞和木纤维等，都是它们的横切面观，可以观察到它们细胞的孔径、壁厚及分布状况，仅射线为其纵切面观，呈辐射状排列，显示射线的长和宽；切向切面也称弦向切面，是垂直于茎的半径所作的纵切面，年轮常呈 U 字形，在切向切面上所见到的导管、管胞和木纤维等都是它们的纵切面观，可以看到它们的长度、宽度和细胞两端的形状和特点，但射线是横切面观，其轮廓为纺锤形，可以显示射线的高和宽；径向切面是通过茎的中心，即过茎的直径所作的纵切面，在径向切面上所见到的导管、管胞和木纤维等都是纵切面，射线也是纵切面，能显示它的高度和长度，射线细胞排列整齐，像一堵砖墙，并与茎的纵轴相垂直。由于射线在三种切面中的特征显著，可以作为判断切面类型的指标。

（3）次生韧皮部　次生韧皮部的组成成分与初生韧皮部基本相同，主要是筛管、伴胞和韧皮薄壁细胞，有些植物还夹有纤维和石细胞，如椴树茎含有韧皮纤维；许多植物在次生韧皮部内还有分泌组织，能产生特殊的次生代谢产物，如橡胶和生

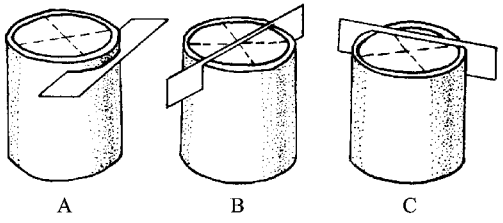


图 2－35 木材的三种切面的切法
A. 横切面 B. 径向纵切面 C. 切向纵切面

漆 韧皮部薄壁细胞中还含有草酸钙结晶和单宁等贮藏物质。

在次生韧皮部形成时,形成层的射线原始细胞向外产生韧皮射线,与木射线通过射线原始细胞相通连,两者合称维管射线。木本双子叶植物每年产生次生维管组织,同时每年形成的射线横穿在新形成的次生维管组织中,起横向运输的作用,同时还兼有贮藏作用。较老的韧皮射线细胞可以有垂周分裂或径向增大,而使韧皮射线呈喇叭口状(图 2－36),以此适应茎的增粗。

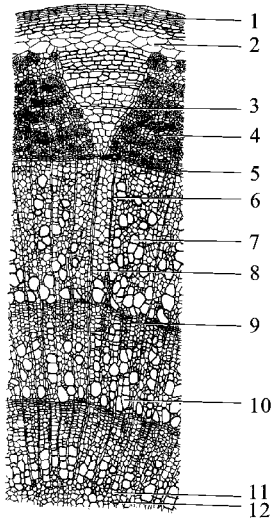


图 2－36 椴树三年生茎横切
(自李正理、张新英等)
1. 周皮 2. 皮层 3. 韧皮射线
4. 次生韧皮部 5. 形成层 6. 维管射线
7. 次生木质部 8. 木射线 9. 晚材
10. 早材 11. 后生木质部 12. 原生木质部

有功能的次生韧皮部通常只限于一年,筛分子在春天由维管形成层发生以后,往往在秋天就停止输导而死亡,但在有些植物如葡萄属,当年发生的筛分子,冬季休眠,翌年春天又重新恢复活动。

(4) 木栓形成层的产生和活动 维管形成层活动的结果使次生维管组织不断增加,从而使茎增粗,而表皮作为初生保护组织,一般不能分裂以适应这种增粗,不久便被内部生长产生的压力挤破,失去保护作用。这时外围的皮层或表皮细胞恢复分裂能力,形成木栓形成层,产生新的保护组织以适应内部生长。

多数植物茎的木栓形成层是由紧接表皮的皮层细胞恢复分裂能力而形成的(图 2－37),如杨树、榆树等;但也有直接从表皮产生的,如柳树、苹果等;此外,还有起源于初生韧皮部中的薄壁细胞的,如葡萄、石榴等。

木栓形成层是由已经成熟的薄壁细胞脱分化形成的,是典型的次生分生组织。木栓形成层只有一类细胞组成,横切面上呈长方形,切向纵切面上呈规则的多角形,与维管形成层相比结构较简单。木栓形成层主要进行平周分裂,向外分裂形成木栓层,向内形成栓内层。木栓层层数多,其细胞形状与木栓形成层类似,细胞排列紧密,无胞间隙,成熟时为死细胞,壁栓质化,不透水,不透气;栓内层层数少,多

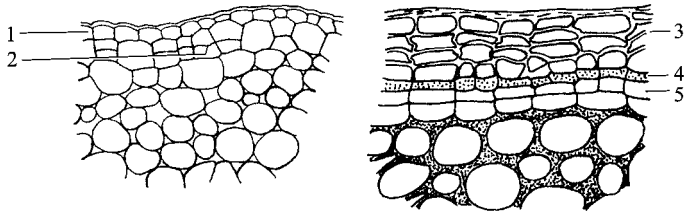


图 2－37　木栓形成层的产生及周皮的形成(自 Esue)

1. 表皮　2. 木栓形成层开始发生　3. 木栓层　4. 木栓形成层　5. 栓内层

为 1～3 层细胞,有些植物甚至于没有栓内层。木栓层、木栓形成层和栓内层,三者合称周皮,是茎的次生保护组织(图 2－38)。

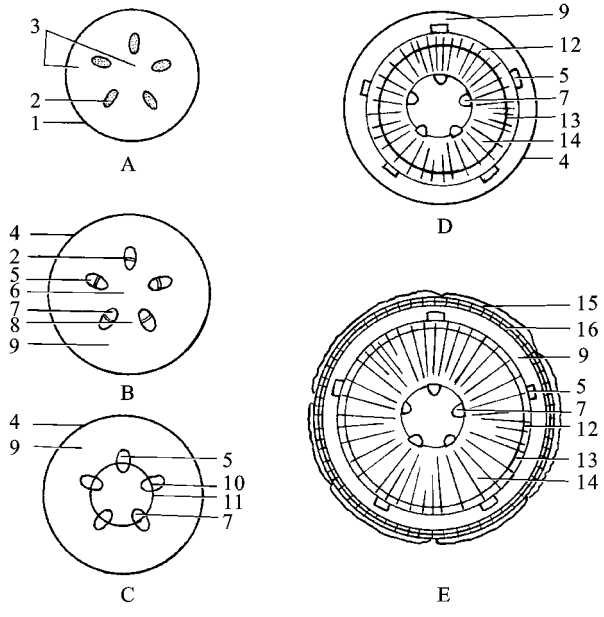


图 2－38　茎的发育模式图(自 Raven 等)

A. 初生分生组织　B. 初生结构　C. 维管形成层形成
D. 次生木质部与次生韧皮部的产生　E. 周皮形成
1. 原表皮　2. 原形成层　3. 基本分生组织　4. 表皮　5. 初生韧皮部　6. 髓　7. 初生木质部
8. 髓射线　9. 皮层　10. 束内形成层　11. 束间形成层　12. 次生韧皮部　13. 维管形成层
14. 次生木质部　15. 表皮和皮层的残留　16. 周皮

木栓形成层是有一定寿命的,在不同植物中其寿命长短不一,最初形成的木栓形成层其活动期限一般只有几个月,当茎继续增粗时,在原有的周皮失去作用前其内部又产生新的木栓形成层,依次向内形成,位置不断内移,最后则在次生韧皮部中产生。由于木栓形成层不透水,不透气,当新的木栓形成层形成以后,外方的组织由于得不到水分和养料而死亡。有些植物中,第一次形成的木栓形成层寿命比较长,如梨和苹果,可保持 7～8 a;石榴属、杨属等的几种植物,木栓形成层可活动

20～30 a 栓皮栎的木栓形成层甚至于一生都在活动，形成的木栓层很厚，并可形成木栓的年生长轮。

木栓细胞质轻，不透水，并具有弹性和抗酸、抗压、隔热、绝缘、抗有机溶剂和化学药品的特性，因而用途十分广泛，可作软木塞、救生圈、隔音板及绝缘材料等，是国防工业和轻、重工业的重要原材料。

皮孔是周皮上的通气结构，常在气孔下发生。皮孔的发生比周皮稍早或同时。气孔之下的细胞有不同方向的分裂，形成一团松散的组织，然后进行平周分裂并逐渐变为垂直分裂，直到该处的木栓形成层产生为止，以后木栓形成层在该处向外分裂产生一些细胞，与前面产生的细胞合称为补充组织，补充组织细胞的增加使表层细胞破裂，形成了在茎表面肉眼可见的裂缝。皮孔有两种类型，一种结构比较简单，补充组织由栓质化细胞组成，早期为薄壁的补充组织，细胞间隙较大，后期成为厚壁的补充组织，细胞间隙很小，如杨树、接骨木的皮孔；另一种类型的皮孔补充组织形成分层，由疏松而非栓质化的细胞有规则地与紧密而栓质化的细胞层交替排列，前者称补充组织，后者称为封闭层，封闭层将疏松组织包围，每年可产生几层封闭层，并不断被补充组织冲破而毁坏，这种类型的皮孔常见于桑、梅、刺槐等植物中（图 2－39）。

由于周皮的形成，木栓层以外的组织因缺乏营养和水分而死亡，在植物茎增粗的同时，不断形成新周皮来加以保护，这样多次积累，就构成了树干外面看到的树

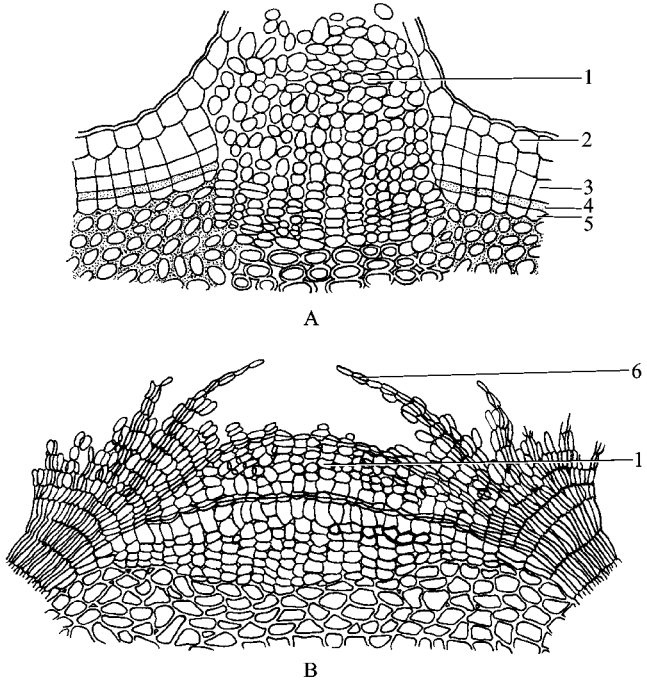


图 2－39 皮孔的两种类型（自 Fahn）

A. 接骨木（*Sambucus nigra*）的幼皮孔 B. 李属（*Prunus avium*）的成熟皮孔

1. 补充细胞 2. 表皮 3. 木栓层 4. 木栓形成层 5. 栓内层 6. 封闭层

皮(bark)。树皮极为坚硬,常呈条状剥落,故称硬树皮或落皮层(rhytidome)。另一种树皮的含义是指生产上由树干上剥下来的皮,分离的位置在维管形成层,包括了次生韧皮部、皮层、周皮和木栓层以外的一切死组织。由于韧皮部到木栓形成层这一段包含有生活组织,质地较软,含水分多,故被称为软树皮。广义的树皮概念,应包括软树皮和硬树皮两部分。

植物剥皮再生

过去通常认为,树木剥皮后由于切断了营养物质的运输通道,最终会由于根部饥饿而全株死亡。但 20 世纪 70 年代末以来的大量研究表明,许多树木和一些草本双子叶植物大面积环状剥皮后,只要技术得当,条件合适,即使剥去几米长的完整一圈,也能再生出完整的新皮。

一般说来,所剥树皮是在形成层带附近剥落,但具体位置随着树种的不同而异。就同一种树来说,又随季节的不同而不同。像杜仲这类孔较小的散孔材树种,除了休眠期在韧皮部中断裂外,在整个形成层活动期都是从形成层带附近剥落;而具较大孔的散孔材和环孔材树种则明显随季节变化,休眠期是从韧皮部一侧,早春形成层刚开始活动不久,是在形成层带附近剥落,而当产生大量未成熟木质部细胞后则是在未成熟木质部中断裂。再生新皮的发生部位也随着剥皮部位的变化而变化。当树皮从形成层带附近剥落时,全部未通过细胞分化临界期的未成熟木质部细胞都参与新皮的形成;但当树皮从未成熟木质部中剥落时,如果留在表面的未成熟木质部细胞足够多,则仍是全部未成熟木质部细胞参与新皮形成,如果留在表面的未成熟木质部细胞较少,则主要由临近表面的射线细胞发生新皮。

剥皮后的再生过程中往往先形成愈伤组织,在特殊情况下也可以不经过这一阶段。如杜仲剥皮后在高湿的环境中不包塑料薄膜时,就是表面 1 ~ 2 层细胞下的十几层未成熟的木质部细胞都能恢复分裂,其衍生细胞没有愈伤组织的特征。但是,如果剥皮后包裹以塑料薄膜,则表面射线细胞很快脱分化形成一厚层愈伤组织。4 ~ 5 d 后,首先表面下 3 ~ 5 层细胞再分化,分散地出现平周分裂,随后再逐步彼此相连形成完整的一圈再生木栓形成层,随之在合适条件下向外分化木栓层而形成周皮。

凡是全部未成熟木质部细胞参与新皮形成的新木,在再生形成层形成之前,剥皮后 6 ~ 10 d,多数中间几层未成熟木质部细胞转分化形成韧皮部筛分子(5 ~ 7 层),10 ~ 14 d 左右,深层(可深达表面下 15 ~ 20 层)未成熟木质部细胞恢复平周分裂,直接脱分化形成维管形成层。而在那些先形成大量愈伤组织的植物中,形成层则在愈伤组织的深层发生。不过,开始时在横切面上看形成层只是一些扁平状的分生组织,纺锤状原始细胞与射线原始细胞分化不明显,纵向都很短,而且也不连续,后来才逐步分化成典型的连续的维管形成层。因此,形成层活动是否旺盛,特别是未成熟木质部细胞的层数就成了剥皮后能否再生新皮的最重要的决定因素。另外,凡影响形成层活动的条件都影响剥皮后新皮的再生,如水分、温度、空气湿度和光照等都是影响树皮再生的重要条件。有的研究还发现,生长素和细胞分裂素都有利于愈伤组织的形成,不利于周皮的形成,而乙烯则有利于周皮的形成。生长素(IAA)和萘乙酸(NAA)还有利于维管形成层的发生和活动。IAA 对木质部和韧皮部的形成也有着明显的促进作用。此外还发现,剥皮后内源 IAA 的含量和过氧化物酶同工酶的酶带及活性都急剧升

高，开始组织分化后又回落到正常水平，其间酯酶同工酶的酶带和活性也发生着有规律的变化。而在木质部分子分化中发生降解的 DNA 得到修复，与程序性死亡中 DNA 降解有关的 3.5×10^4 的 DNase 活性则丧失。

有关研究还表明，剥皮再生的树只在剥皮当年长粗和长高减慢，落叶提前，发芽推迟，第二年同对照株差异减小，第三年则同对照株差异不明显，甚至超过对照株。而且在整个观察期间，剥皮部位木材的年生长量都大于上下未剥皮处，未剥皮处的木材年生长量也大于对照株的相应部位，而且三年后的树皮厚度也与对照株的相应部位相似。

参考文献

1. 李正理，崔克明，余椿生，常效琳. 杜仲剥皮再生的解剖学研究. 植物学报，1981，23：6～11

2. Cui K M，Li Z L. Effect of regeneration after girdling on tree growth in *Eucommia ulmoides*. Acta Bot Sin，2000，42：1115～1121

3. Li Z L，Cui K M，Yu C S，Chang X L. Effect of plastic sheet wrapping upon girdled *Eucommia ulmoides*. Sci Sin，1982，25：867～875

4. Mwange K′N K，Hou H W，Cui K M. Relationship between endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid changes and bark recovery in *Eucommia ulmoides* Oliv After girdling. J Exp Bot，2003，54：1899～1907

（崔克明 北京大学生命科学学院 教授）

（二）裸子植物茎的结构特点

裸子植物茎的基本结构和双子叶木本植物茎相类似，初生结构都包括表皮、皮层和维管柱三部分，有形成层产生并进行次生生长，可以逐年不断地加粗形成次生结构（图 2－40）。

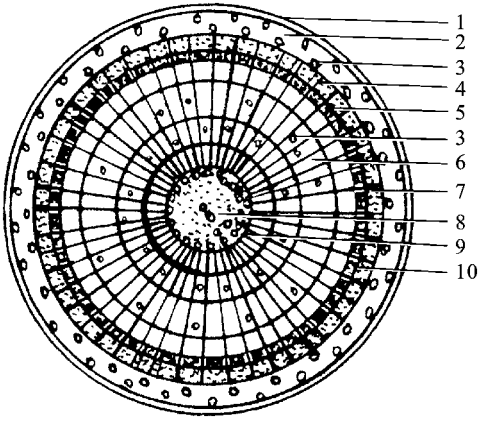


图 2－40 松茎次生结构横切面简图（自高信曾）
1. 周皮 2. 皮层 3. 树脂道 4. 不具输导功能的韧皮部 5. 具输导功能的韧皮部 6. 次生木质部 7. 射线 8. 髓 9. 初生木质部 10. 形成层

与双子叶木本植物相比，两者仅在细胞成分上有所不同，裸子植物的韧皮部由筛胞、韧皮薄壁细胞和韧皮射线组成，无筛管和伴胞，筛胞是生活的管状细胞，以侧壁上的筛域相连通，因此输导效率比筛管低，韧皮纤维和石细胞的有无与多少因植物种类不同而异。木质部主要由管胞、木薄壁细胞和木射线所组成，除少数种类如麻黄属和买麻藤属具有导管外，一般没有导管。管胞和导管的不同在于管胞是一个完整的长形死细胞，两头尖，端壁无穿孔，而以具缘纹孔对相沟通，水分可以通过纹孔从一个管胞进入另一个管胞。裸子植物没有典型的

木纤维，管胞兼具支持的作用，由于木质部主要由管胞组成，因此在木材结构上比较均匀。有树脂道的种类在茎的皮层、韧皮部、木质部和髓中分布有树脂道（resin canal），树脂道是一种裂生的分泌组织，纵横排列连成一个系统。树脂道的周围由一层分泌细胞所包围，分泌细胞能向管道中分泌树脂，贮存在管道中，当植物体受伤时流出体外，将伤口封住。松香和加拿大树胶等都是松柏类植物树脂道的分泌产物，经济价值很大。

（三）单子叶植物茎的特点

单子叶植物茎和双子叶植物茎有很多不同，大多数单子叶植物茎只有伸长生长和初生结构，所以整个茎的构造比双子叶植物简单。现以禾本科植物为代表说明单子叶植物茎的结构特点。

在禾本科植物茎的最外方为表皮，是一层生活细胞，排列整齐，由长形细胞和短细胞纵向相间排列，长形细胞是角质化的表皮细胞，短细胞包括栓质细胞和硅质细胞，其间有气孔器分布，单子叶植物表皮细胞为终生保护组织，没有周皮形成；表皮以内为基本组织，主要为薄壁细胞，在靠近表皮处常有几层厚壁组织，起支持作用；维管束分散在基本组织中或呈二轮分布在基本组织外侧周围（图 2－41），维管束在横切面上为卵圆形，外围有一圈厚壁组织，称为维管束鞘，韧皮部在维管束外方，木质部在维管束的内方，为外韧维管束。韧皮部中的细胞排列整齐，可以看到多边形的筛管和长方形的伴胞，在韧皮部的外侧，有一条被挤毁的模糊结构，是原生韧皮部；维管束中的木质部呈 V 形分布，主要由 3～5 个导管组成，V 字形的尖端部分由 1～3 个孔径较小的环纹或螺纹导管组成，它们在茎分生组织分化过程中较早成熟，为原生木质部，在茎的生长过程中原生木质部导管常被拉坏，留下一个空腔称气腔，气腔中常残留有环纹或螺纹导管的加厚壁，在 V 字形的两侧各有一个孔径较大的孔纹导管，是在茎分化过程中较晚成熟的，故称后生木质部。在木质部和韧皮部之间没有束中形成层，因此没有继续增粗的能力，为有限维管束（图 2－42）。禾本科植物的维管束常星散分布在薄壁细胞中，因此皮层和髓、髓射线之间的分界不清楚或不存在，有些禾本科植物的维管束成二轮排列，位于周围的薄壁组

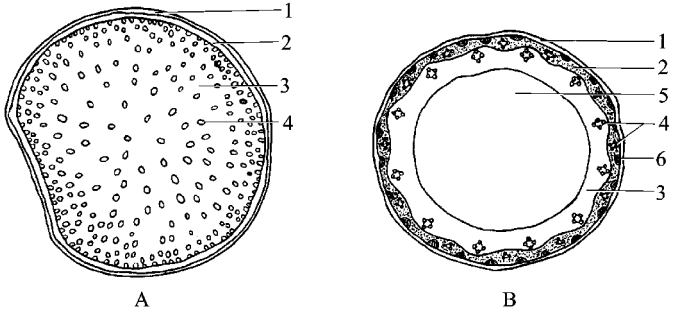


图 2－41　禾本科植物茎横切面结构简图（自周仪）

A. 玉米茎　B. 小麦茎

1. 表皮　2. 厚壁组织　3. 基本组织　4. 维管束　5. 髓腔　6. 同化组织

织中，中央部分中空而形成髓腔，如小麦、水稻。

少数热带或亚热带的单子叶植物有次生生长和次生结构，但其形成层的产生和活动，与双子叶植物显著不同。如龙血树形成层由外方的薄壁组织发生，进行平周分裂，向外产生少量的薄壁组织，向内产生一圈基本组织，在这一圈基本组织中，有一部分小型细胞分化成次生维管束，次生维管束中韧皮部含量少，位于维管束的中央部分，周围为木质部，形成周木维管束。

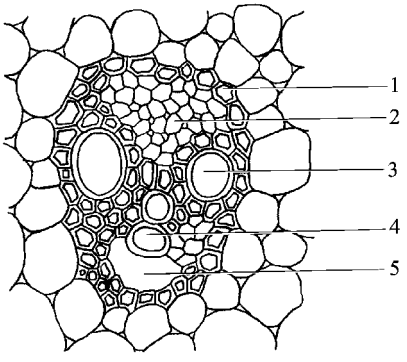


图 2－42 小麦茎的维管束（自周仪）
1. 维管束鞘 2. 韧皮部 3. 后生木质部 4. 原生木质部 5. 气腔

四、茎的生理功能

茎的主要功能是输导和支持，茎向上承载着叶，向下与根系相连，其内的维管组织使两者联系到一起，茎能将根从土壤中吸收的水分和无机盐通过木质部运输到地上各部分，同时又能将叶光合作用制造的有机养料通过韧皮部运送到根部及植物体的各个器官。另外，茎又有支持叶、花和果实的功能，将它们合理地安排在一定的空间里，有利于光合作用、开花和传粉的进行以及果实和种子的成熟和散布。

除了输导和支持的作用外，茎还有贮藏和繁殖的功能。在茎的薄壁组织中，贮有大量的营养物质。不少植物的茎可以形成不定根和不定芽，具有营养繁殖的作用。

五、茎的变态

大多数植物的茎生长在地面以上，具有节和节间，并在节上生长着叶和芽，但有些植物的茎为了适应不同的功能，形态结构上常发生一些变化并可以遗传下去，这就是茎的变态。一些植物的茎甚至还可以生长在地下，形成地下茎。常见的变态有下列几种类型。

（一）地上茎的变态

1. 叶状枝（phylloid）

茎扁化成叶状体，绿色，可以进行光合作用，叶完全退化或不发达，但节与节间明显，节上能分枝、生叶和开花，如假叶树、竹节蓼等植物的茎（图 2－43）。

2. 茎卷须（stem tendrill）

有些攀援植物的茎细长柔软，不能直立，部分茎和茎端变态形成卷须，卷须多发生于叶腋处，即由腋芽发育形成，如黄瓜和南瓜，也有些植物的卷须由顶芽发育

形成，如葡萄的茎卷须。

3. 枝刺（stem thorn）

由茎变态形成具有保护功能的刺，生于叶腋处，并可以有分支，如皂荚、山楂的枝刺。

4. 肉质茎（fleshy stem）

茎肥厚多汁，呈扁圆形、柱形或球形等多种形态，能进行光合作用，如仙人掌、莴苣。

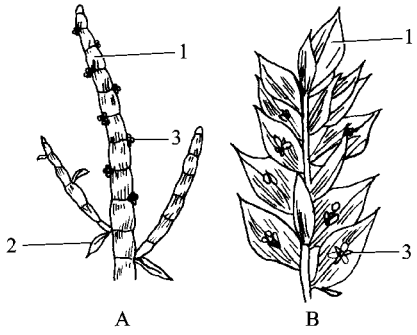


图 2－43　叶状枝（自陆时万等）

A. 竹节蓼　B. 假叶树

1. 茎　2. 叶　3. 花

（二）地下茎的变态

1. 根状茎（rhizome）

匍匐生长在土壤中，像根，但有顶芽和明显的节与节间，节上有退化的鳞片状叶，叶腋有腋芽，可发育出地下茎的分支或地上茎，有繁殖作用，同时节上有不定根，如竹类、莲、芦苇的根状茎。

2. 块茎（stem tuber）

为短粗的肉质地下茎，形状不规则，有顶芽和缩短的节和节间，叶同时退化为鳞片状叶，幼时存在，以后脱落，留下条形或月牙形的叶痕，在叶痕的内侧为凹陷的芽眼，其中有腋芽一至多个，叶痕和芽眼在块茎上呈规则的排列，相当于节的位置，两相邻芽眼之间即为节间。从发生上看，块茎是植物基部的腋芽伸入地下形成的分支，达一定的长度后先端膨大，贮藏养料，形成块茎，如马铃薯、菊芋和甘露子等。块茎的内部构造也和一般的茎一致，如在马铃薯中，可见到周皮、皮层、内外韧皮部、木质部及中央的髓，但与一般茎的构造又有所不同，为茎的异常生长。

3. 球茎（corn）

球形或扁球形，短而肥大的地下茎，节和节间明显，节上有退化的鳞片状叶和腋芽，顶端有一个显著的顶芽，茎内贮藏着大量的营养物质，有繁殖作用。从发生上看，球茎多数是地下匍匐枝末端膨大而成，故顶芽明显，如荸荠、芋和慈姑等。也有由主茎基部膨大而成者，如唐菖蒲。荞蓝的球茎与一般球茎不同，是地上茎，节处具有发育正常的叶。

4. 鳞茎（bulb）

扁平或圆盘状的地下茎，节间极度缩短，顶端一个顶芽，称鳞茎盘，鳞茎盘的节上生有肉质化的鳞片状叶，叶腋可生腋芽，如洋葱、水仙、百合和大蒜等。不同的是前三种植物的肉质部分主要是鳞片叶，营养物质贮藏在变态叶中，而大蒜的肉质部分则是围绕着中央花梗基部的一圈肥大的腋芽，即蒜瓣，蒜瓣之外的膜质部分是大蒜的鳞片状叶。

第四节 叶

叶(leaf)是制造有机物的营养器官,是植物进行光合作用的场所。其主要功能是光合作用、蒸腾作用,还有一定的吸收作用,少数植物的叶还具有繁殖功能。

一、叶的形态

(一) 叶的组成

植物的叶一般由叶片(lamina,blade)、叶柄(petiole)和托叶(stipule)3 部分组成(图 2-44)。叶片是最重要的组成部分,大多为薄的绿色扁平体,这种形状有利于光能的吸收和气体交换,与叶的功能相适应,不同的植物其叶片形状差异很大;叶柄位于叶的基部,连接叶片和茎,是两者之间的物质交流通道,还能支持叶片并通过本身的长短和扭曲使叶片处于光合作用有利的位置;托叶是叶柄基部的附属物,通常细小,早落,托叶的有无及形状随不同植物而不同,如豌豆的托叶为叶状,比较大,梨的托叶为线状,洋槐的托叶成刺,蓼科植物的托叶形成了托叶鞘等等。具有叶片、叶柄和托叶三部分的叶,称为完全叶(complete leaf),如梨、桃和月季等;仅具其一或其二的叶,称为不完全叶(incomplete leaf)。无托叶的不完全叶比较普遍,如丁香、白菜等;也有无叶柄的叶,如莴苣、荠菜等;缺少叶片的情况极为少见,如我国的台湾相思树,除幼苗外,植株的所有叶均不具有叶片,而是由叶柄扩展成扁平状,代替叶片的功能,称叶状柄。

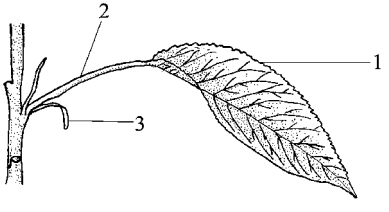


图 2-44 叶的组成(自高信曾)
1. 叶片 2. 叶柄 3. 托叶

此外,禾本科植物等单子叶植物的叶,从外形上仅能区分为叶片和叶鞘(leaf sheath)两部分,为无柄叶。一般叶片呈带状,扁平,而叶鞘往往包围着茎,保护茎上的幼芽和居间分生组织,并有增强茎的机械支持力的功能。在叶片和叶鞘交界处的内侧常生有很小的膜状突起物,称叶舌(ligule),能防止雨水和异物进入叶鞘的筒内。在叶舌两侧,有由叶片基部边缘处伸出的两片耳状的小突起,称叶耳(auricle)。叶耳和叶舌的有无、形状、大小和色泽等,可以作为鉴别禾本科植物的依据。

(二) 叶的形态

1. 叶的大小和形状

叶的大小不同,大者如王莲、芭蕉,直径可达 1 m 到 2.5 m,最大的亚马逊酒椰的叶片可达 22 m 长,12 m 宽;小者如柏树和柽柳的鳞叶,仅有数毫米长。因此,叶的大小和形状在不同种类的植物中有很大的不同,但对一种植物而言是比较稳定

的特征，可以作为鉴别植物的依据。

叶的形状各异，通常指的是叶片的形状。另外，叶尖、叶基、叶缘的形态特点，甚至于叶脉的分布情况等，都表现出形态上的多样性，可作为植物种类的识别指标。

叶片的形状主要由叶片的长度和宽度的比值及最宽处的位置来决定，常见的有下列几种（图 2－45）：针形叶，细长，顶端尖锐，如松针叶；线形叶，叶片狭长，从叶基到叶尖全部宽度几乎相等，也称条形叶，如韭菜叶；披针形叶，叶片比线形短而宽，由叶基到叶尖渐次变狭，如桃叶、柳叶等；卵形叶，叶片长与宽的比值大于 2 而小于 3，叶基部圆阔而叶尖处稍窄，如向日葵叶；心形叶，与卵形类似，但叶片下部更为广阔，基部凹入，叶片似心形，如紫荆叶；肾形叶，叶横向较宽，先端钝圆，叶基凹入似肾形，如天竺葵叶；椭圆形叶，叶片中部宽而两端较狭，如印度橡皮树叶、樟叶。

植物种类如此众多，仅用上述几种形状描述叶片显然不能满足其多样性的特点，常加以“长”、“阔”、“狭”、“倒”等形容词在叶的形状前描述，如卵形叶较宽者称阔卵形叶，椭圆形而较长者称长椭圆形，披针形而最宽处在叶尖附近称倒披针形等（图 2－45）。

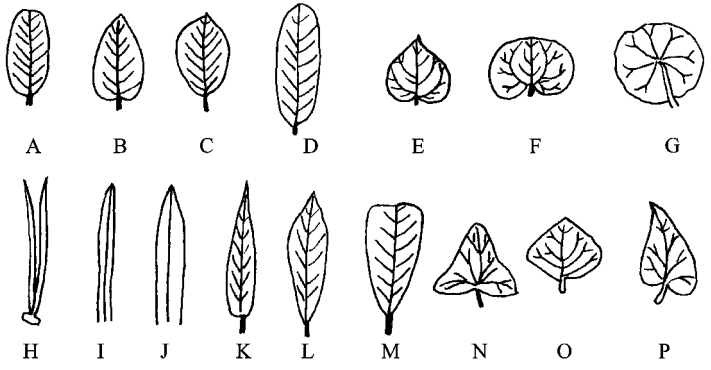


图 2－45　叶的形状（自陆时万等）

A. 椭圆形　B. 卵形　C. 倒卵形　D. 长椭圆形　E. 心形　F. 肾形　G. 圆形　H. 针形　I. 线形　J. 剑形　K. 披针形　L. 倒披针形　M. 楔形　N. 三角形　O. 菱形　P. 斜形

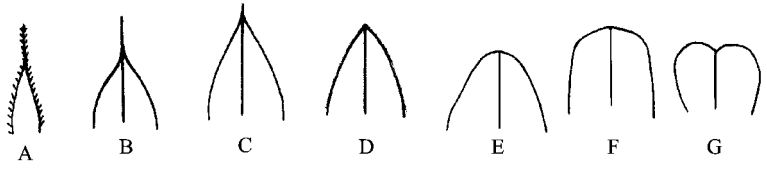


图 2－46　叶尖的形状（自周仪等）

A. 芒尖　B. 尾尖　C. 渐尖　D. 钝尖　E. 钝形　F. 截形　G. 倒心形

叶片的先端即叶尖（leaf apex），常见形状有：渐尖，叶片顶端较长，渐变尖，如桃叶；急尖，叶片顶端较短，突然变尖，如荞麦叶；叶尖还有钝形、凹形、倒心形、截形

(图 2-46)等多种形态。

叶片基部即叶基(leaf base),常见的形状如图 2-47 所示。

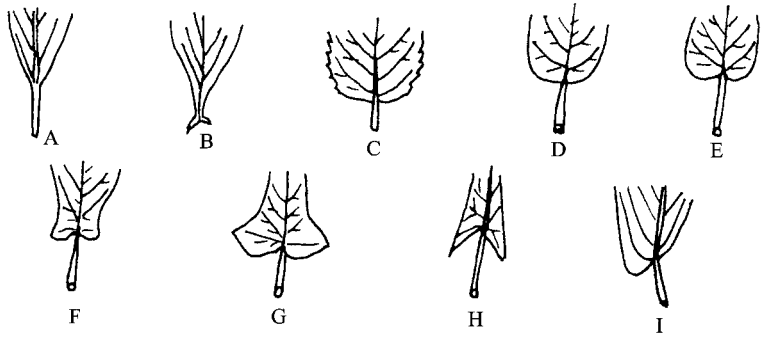


图 2-47 叶基的形状(自周仪等)

A. 楔形 B. 渐狭 C. 截形 D. 圆形 E. 心形

F. 耳形 G. 戟形 H. 箭形 I. 偏斜

叶片的边缘即叶缘(leaf margin),有各种各样的形态,常见者有全缘、波状、锯齿、重锯齿等(图 2-48)。全缘者边缘平整,波状叶缘为边缘稍凹凸而成波纹状,锯齿叶缘是齿尖锐而齿尖朝向叶先端的,重锯齿叶缘是锯齿上又出现小锯齿。有些植物的叶缘凹凸不齐程度大,而且形成裂片,裂片的形状和深浅又各有不同,裂片成羽状排列和掌状排列分别被称之为羽状裂和掌状裂。根据裂片裂入的深浅程度不同,又可分为浅裂、深裂和全裂,浅裂者裂片很浅,最深者仅有叶半径的 1/2;深裂者大于叶半径的 1/2 而全裂者深入到中脉或叶片基部。因此,羽状裂和掌状裂又可以据此分为羽状浅裂、羽状深裂、羽状全裂和掌状浅裂、掌状深裂以及掌状全裂(图 2-49)。

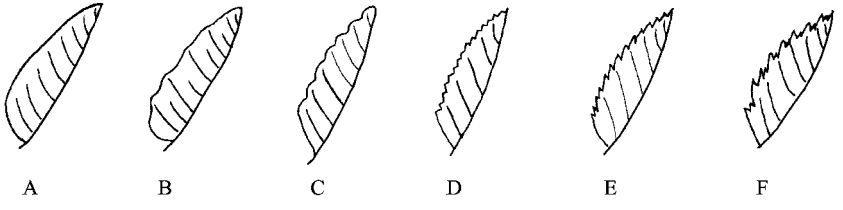


图 2-48 叶缘的类型(自周仪等)

A. 全缘 B. 波状缘 C. 钝齿 D. 牙齿 E. 锯齿 F. 重锯齿

2. 叶脉

叶脉(vein)是贯穿在叶肉内的维管组织及外围的机械组织,叶脉在叶片中分布的形式称脉序(venation),主要有网状脉序(netted venation)和平行脉序(parallel venation)两大类(图 2-50)。网状脉序具有明显的主脉,由主脉分支形成侧脉,侧脉再经多级分支,在叶片内连接成网状,网状脉序可根据中脉分出侧脉的方式不同

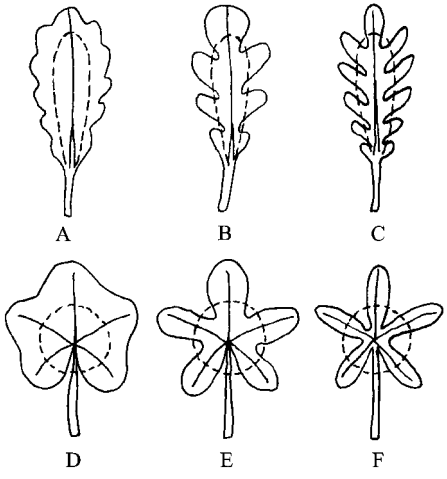


图 2－49　叶裂的类型(自周仪等)

A～C. 羽状裂(A. 羽状浅裂　B. 羽状深裂　C. 羽状全裂)

D～F. 掌状裂(D. 掌状浅裂　E. 掌状深裂　F. 掌状全裂)

而分为羽状脉序和掌状脉序(图 2－50A)。平行脉序是各条叶脉近于平行,主脉与侧脉间有细脉相连,是单子叶植物叶脉的特征(图 2－50B)。

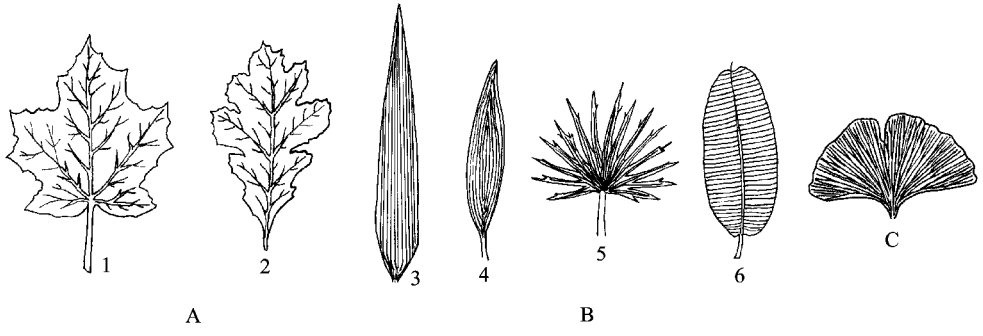


图 2－50　叶脉的类型(自周仪等)

A. 网状脉序　B. 平行脉序　C. 叉状脉序

1. 掌状脉序　2. 羽状脉序　3. 直出脉　4. 弧形脉　5. 射出脉　6. 侧出脉

裸子植物银杏的叶脉为二叉分支式(图 2－50C),可有多级分支,称叉状脉序,是一种比较原始的脉序,此种脉序在蕨类植物中多见,而在种子植物中少见。

3. 单叶和复叶

一个叶柄上只生一个叶片的叶称单叶(simple leaf),如桃、李、柳等;而一个叶柄上生有两个或两个以上的叶片的叶称复叶(compound leaf)(图 2－51),如槐、月季等。复叶的叶柄与叶轴(rachis)相连,叶轴上着生许多叶称为小叶(leaflet),每一小叶的叶柄称小叶柄(petiolule)。根据复叶中小叶的数量和排列方式的不同,将复叶分为三出复叶(ternately compound leaf)、掌状复叶(palmately compound

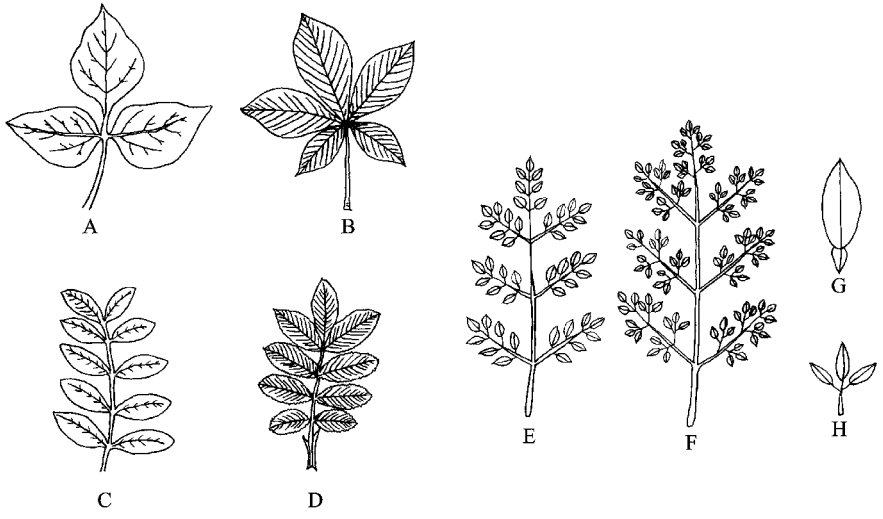


图 2-51 复叶的类型(自高信曾)

A. 羽状三出复叶 B. 掌状复叶 C. 偶数羽状复叶 D. 奇数羽状复叶
E. 二回羽状复叶 F. 三回羽状复叶 G. 单身复叶 H. 掌状三出复叶

leaf)和羽状复叶(pinnately compound leaf)。如果三出复叶三个小叶柄是等长的,称掌状三出复叶(ternate palmate leaf),如巴西橡胶的叶;如果顶端小叶柄较长,称羽状三出复叶(ternate pinnate leaf),如苜蓿叶。小叶片在 4 片以上,均排列在叶柄的顶端,称掌状复叶,如七叶树的叶。一般掌状复叶有叶柄,却无叶轴,小叶直接长在叶柄顶端。如果小叶片都生在叶轴的两侧,成羽毛状排列为羽状复叶,其中小叶片总数为单数者称奇数羽状复叶(odd-pinnately compound leaf),如月季和刺槐的叶;小叶片总数为双数者称偶数羽状复叶(even- pinnately compound leaf),如落花生和皂荚的叶等。在羽状复叶中,如果叶轴不分枝称一回羽状复叶(simple pinnate leaf),如月季和落花生的叶;叶轴分枝一次称二回羽状复叶(bipinnate leaf),如合欢的叶,叶轴分枝两次称三回羽状复叶(tripinnate leaf),如苦楝树和南天竺的叶。此外,在复叶中还有一种单身复叶(unifoliate compound leaf),其叶轴上只有一个叶片,如橙、橘、柚等的叶,是由三出复叶两侧的小叶退化而形成,其小叶柄与叶轴连接处有一明显的关节。

复叶和生有单叶的小枝容易混淆,但一般小枝顶端常有顶芽,每一单叶的叶腋处有腋芽,而复叶叶轴的顶端无芽,每一小叶的叶腋处无腋芽,腋芽生在总叶柄的叶腋处;另外,复叶中的小叶与总叶柄在一个平面伸展,而单叶在小枝上以一定的角度伸向不同的方向。

4. 叶序和叶镶嵌

叶序(phyllotaxy)是植物叶在茎上的排列方式,有 3 种基本类型,即互生(alternate)、对生(opposite)和轮生(whorled,verticillate)(图 2-52)。

互生叶序在茎的每个节上只生有一叶,与上下相邻的叶交互而生,互生叶序的叶子成螺旋状排列在茎上。

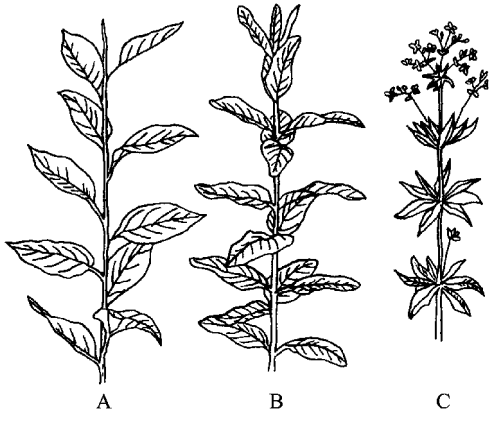


图 2-52　叶序的类型(自高信曾)
A. 互生　B. 对生　C. 轮生

对生叶序是茎的每一节上生有两叶,并相对排列,如丁香和石竹等的叶,若两个相邻节上的对生叶交叉成垂直方向,则称为交互对生(decussate)。

轮生叶序是茎的每一节上着生有三片或三片以上的叶片,并作辐射状排列,如夹竹桃和黑藻等的叶。

还有一些植物,其节间极度缩短,使叶成簇生于短枝上,称簇生叶序(fascicled phyllotaxy),如银杏和落叶松等植物短枝上的叶。

叶在茎上的排列方式,不论是互生、对生还是轮生,相邻两个节上的叶片都绝不会重叠,它们总是利用叶柄长短变化或以一定的角度彼此相互错开排列,结果使同一枝上的叶以镶嵌状态排列而不会重叠,这种现象称为叶镶嵌(leaf mosaic)。叶镶嵌使茎上的叶片互不遮蔽,有利于光合作用的进行,同时也使茎上的负载平衡。

5. 异形叶性

通常一种植物具有一定形状的叶,可作为分类的鉴别特征。但某些植物却在同一植株上具有不同形状的叶子,这种现象称异形叶性(heterophylly)。异形叶性的发生常由于不同的生态条件或植株的发育年龄不同而造成,如水毛茛的气生叶扁平宽广,沉水叶却裂成丝状。

二、叶的解剖结构

(一) 被子植物叶的一般结构

1. 叶柄的结构

叶柄的结构与茎类似,它相当于茎维管束的一部分,通过叶迹与茎的维管组织相联系,其基本结构比茎简单,由表皮、基本组织和维管组织 3 部分组成。在一般情况下,叶柄在横切面上常成半月形、三角形或近于圆形。叶柄的最外层为表皮层,表皮上有气孔器,并常具有表皮毛,表皮以内大部分是薄壁组织,紧贴表皮之下

为数层厚角组织,内含叶绿体。维管束成半圆形分布在薄壁组织中,维管束的数目和大小因植物种类的不同而有差异,有一束、三束、五束或多束。在叶柄中,进入的维管束数目可以原数不变,一直延伸到叶片中,也可以分裂成更多的束,或合并为一束,因此在叶柄的不同位置,维管束的数目常有变化。维管束的结构与幼茎中的维管束相似,木质部在近轴面,韧皮部在远轴面,两者之间有形成层,但活动有限,每一维管束外常有厚壁组织分布。

2. 叶片的结构

被子植物的叶片为绿色扁平体,呈水平方向伸展,所以上下两面受光不同。一般将向光的一面称为上表皮或近轴面,因其距离茎比较近而得名 相反的一面称为下表面或远轴面。通常被子植物叶由表皮、叶肉和叶脉 3 部分构成(图 2-53)。

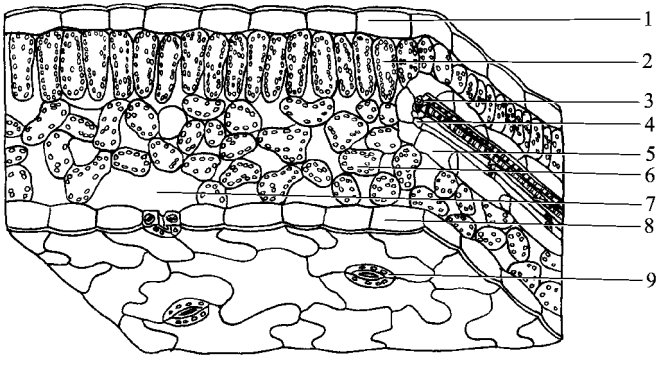


图 2-53 叶片的结构(自戴伦焰)

1. 上表皮 2. 栅栏组织 3. 木质部 4. 韧皮部 5. 维管束鞘
6. 海绵组织 7. 气腔 8. 下表皮 9. 气孔器

(1) 表皮 表皮覆盖着整个叶片,通常分为上表皮和下表皮。表皮是一层生活的细胞,不含叶绿体,表面观为不规则形,细胞彼此紧密嵌合,没有细胞间隙,在横切面上,表皮细胞的形状十分规则,呈扁的长方形,外切向壁比较厚,并覆盖有角质膜,角质膜的厚薄因植物种类和环境条件不同而变化。表皮上分布有各种表皮毛和不同类型的气孔器(图 2-54)。一般上表皮的气孔器数量比下表皮的少,有些植物在上表皮上甚至于没有气孔器分布。气孔器的类型、数目与分布及表皮毛的多少与形态因植物种类不同而有差别,如苹果叶的气孔器仅在下表皮分布,睡莲叶的气孔器仅在上表皮分布,眼子菜叶则没有气孔器存在。表皮毛的变化也很多,如苹果叶的单毛,胡颓子叶的鳞片状毛,薄荷叶的腺毛和荨麻叶的蜇毛。

表皮细胞一般为一层,但少数植物的表皮细胞为多层结构,称为复表皮(multiple epidermis),如夹竹桃叶表皮为 2 ~ 3 层,而印度橡皮树的叶表皮为 3 ~ 4 层。

(2) 叶肉 上下表皮层以内的绿色同化组织是叶肉,其细胞内富含叶绿体,是叶进行光合作用的场所。一般在上表皮之下的叶肉细胞为长柱形,垂直于叶片表

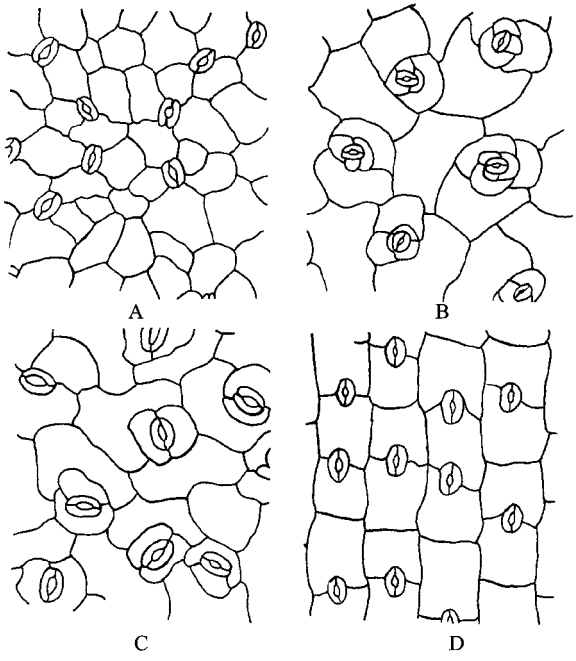


图 2－54　气孔器的类型(自 Esue)
A. 无规则型　B. 不等型　C. 平列型　D. 横列型

面,排列整齐而紧密如栅栏状,称为栅栏组织,通常 1 ~ 3 层,也有多层 在栅栏组织下方,靠近下表皮的叶肉细胞形状不规则,排列疏松,细胞间隙大而多,称为海绵组织,海绵组织细胞所含叶绿体比栅栏组织细胞少,又具有细胞间隙。所以从叶的外表可以看出其近轴面颜色深,为深绿色,远轴面颜色浅,为浅绿色,这样的叶为异面叶(dorsi－ventral leaf,bifacial leaf),大多数被子植物的叶为异面叶。有些植物的叶在茎上基本呈直立状态,两面受光情况差异不大,叶肉组织中没有明显的栅栏组织和海绵组织的分化,从外形上也看不出上、下两面的区别,这种叶称等面叶(isobilateral leaf),如小麦、水稻等的叶。

(3) 叶脉　叶脉是叶片中的维管束,各级叶脉的结构并不相同。主脉和大的侧脉结构比较复杂,包含有一至数个维管束,包埋在基本组织中,木质部在近轴面,韧皮部在远轴面,两者间常具有形成层,不过形成层活动有限,只产生少量的次生结构。在维管束的上、下两侧,常有厚壁组织和厚角组织分布,这些机械组织在叶背面特别发达,突出于叶外,形成肋。大型叶脉不断分支,形成次级侧脉,叶脉越分越细,结构也越来越简单,中小型叶脉一般包埋在叶肉组织中,形成层消失,薄壁组织形成的维管束鞘包围着木质部和韧皮部,并可以一直延伸到叶脉末端,到了末梢,木质部和韧皮部成分逐渐简单,最后木质部只有短的管胞,韧皮部只有短而窄的筛管分子,甚至于韧皮部消失。在叶子小脉的维管组织中,常有传递细胞分布,本质部的传递细胞,细胞壁的内突生长一般只限于与管状分子紧靠的地方 而韧皮部的传递细胞通常整个细胞壁都有内突生长。

（二）裸子植物的叶

裸子植物的叶以松柏类作为代表，其叶为针形，为两针一束，三针一束或五针一束，生长在短枝上，前者横切面为半圆形，后两者横切面为三角形。

松针叶的结构可分为表皮、下皮层（hypodermis）、叶肉组织和维管组织 4 部分（图 2－55）。表皮是一层厚壁的表皮细胞，胞腔很小，壁强烈木质化，外面覆盖有较厚的角质膜；气孔纵行排列，保卫细胞下陷到下皮层中，其上方有副卫细胞拱盖着，保卫细胞和副卫细胞的壁均有不均匀加厚并木质化。下皮层在表皮之内，为一至多层木质化的厚壁组织。叶肉组织中没有海绵组织和栅栏组织的分化，为排列紧密的绿色同化组织，其细胞壁内陷，形成皱褶，叶绿体多沿皱褶排列，这种排列扩大了叶绿体的分布面积；叶肉细胞中常有树脂道分布，树脂道的数目多少和分布位置是松属植物鉴别种的依据之一。叶肉组织以内有明显的内皮层，细胞内含有淀粉粒，细胞壁可增厚并木质化。在内皮层以内为维管组织，有一到二个维管束，木质部在近轴面，韧皮部在远轴面。包围在维管束外面的是一种特殊的维管组织，称转输组织（transfusion tissue）。该组织由转输管胞和转输薄壁细胞构成，有助于叶肉组织与维管束之间的物质交流。松柏类叶的外形和解剖结构都具有旱生叶的特点，与其顺利度过低温和干旱的冬季环境有关。

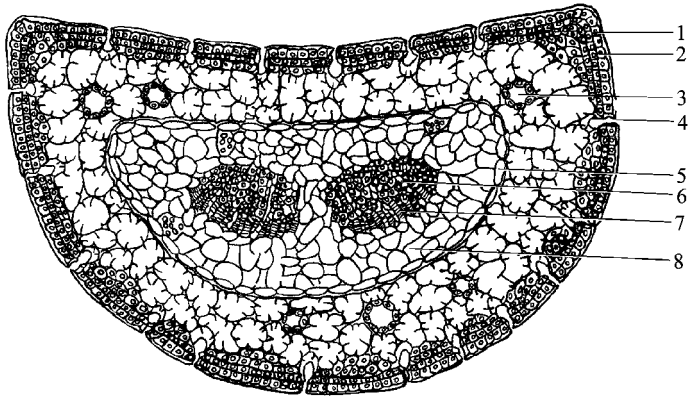


图 2－55 松针叶的结构（自周仪等）

1. 表皮 2. 下皮层 3. 树脂道 4. 下陷的气孔 5. 内皮层
6. 木质部 7. 韧皮部 8. 转输组织

（三）禾本科植物的叶

禾本科植物的叶片和一般叶的结构一致，由表皮、叶肉和叶脉 3 部分构成（图 2－56）。

1. 表皮

表皮细胞一层，形状比较规则，往往沿着叶片的长轴成行排列，通常由长、短两种类型的细胞构成。长细胞为长方形，长径与叶的长轴方向一致，外壁角质化并含有硅质；短细胞为正方形或稍扁，插在长细胞之间，短细胞可分为硅质细胞和栓质

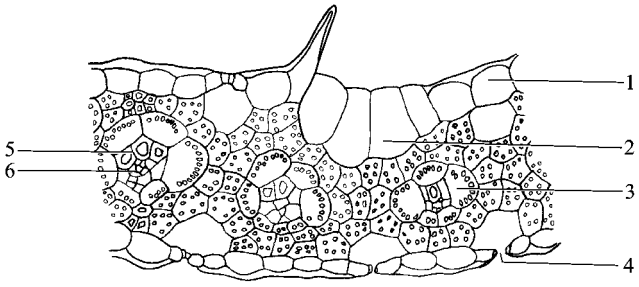


图 2-56　玉米叶片横切(自戴伦焰)

1. 表皮　2. 运动细胞　3. 维管束鞘　4. 气孔　5. 木质部　6. 韧皮部

细胞两种类型,两者可成对分布或单独存在,硅质细胞除壁硅质化外,细胞内充满一个硅质块,栓质细胞壁栓质化。长细胞和短细胞的形状、数目和分布情况因植物种类不同而异。在上表皮中还分布有一种大型细胞,称为泡状细胞(bulliform cell),其细胞壁比较薄,有较大的液泡,常几个细胞排列在一起,从横切面上看略成扇形,通常在两个维管束之间的上表皮分布,一般认为它与叶片的卷曲和开张有关,因此也称为运动细胞(motor cell)。

禾本科植物叶的上、下表皮上有纵行排列的气孔器,与一般被子植物不同,禾本科植物气孔器的保卫细胞成哑铃形,中部狭窄,细胞壁厚,两端细胞壁薄并且膨大成球状,含有叶绿体,气孔的开闭是保卫细胞两端球状部分胀缩的结果。每个保卫细胞一侧有一个副卫细胞,因此,禾本科植物的气孔器由两个保卫细胞、两个副卫细胞和气孔构成。气孔器的分布在脉间区域和叶脉相平行。气孔的数目和分布因植物种类不同而不同。同一株植物的不同叶片上或同一叶片的不同位置,气孔的数目也有差异,一般上、下表皮的气孔数目相近。此外,禾本科植物的叶表皮上,还常生有单细胞或多细胞的表皮毛。

2. 叶肉

叶肉组织由均一的薄壁细胞构成,没有栅栏组织和海绵组织的分化,为等面叶。叶肉细胞排列紧密,细胞间隙小,仅在气孔的内方有较大的细胞间隙,形成孔下室。叶肉细胞的形状随植物种类和叶在茎上的位置而变化,形态多样。

3. 叶脉

叶内的维管束平行排列,中脉明显粗大,与茎内的维管束结构相似。在中脉与较大维管束的上、下两侧有发达的厚壁组织与表皮细胞相连,增加了机械支持力。维管束均有 1 ~ 2 层细胞包围,形成维管束鞘,在不同光合途径的植物中,维管束鞘细胞的结构有明显的区别。在水稻、小麦等碳三(C_3)植物中,维管束鞘由两层细胞构成,内层细胞壁厚而不含叶绿体,细胞较小,外层细胞壁薄而大,叶绿体与叶肉细胞相比小而少。在玉米、甘蔗等碳四(C_4)植物中,维管束鞘仅由一层较大的薄壁细胞组成,含有大的叶绿体,叶绿体中没有或仅有少量基粒,但它积累淀粉的能力远远超过叶肉细胞中的叶绿体。碳四植物维管束鞘与外侧相邻的一圈叶肉细胞组成‘花环’状结构,在碳三植物中则没有这种结构存在。

碳四植物的光合效率高,也称高光效植物。实验证明,碳四植物玉米能够从一个密闭的容器中用去所有的二氧化碳,而碳三植物则必须在二氧化碳的体积分数达到 0.04 μl/L 以上时才能利用,碳四植物可以利用极低浓度的二氧化碳,甚至于气孔关闭后维管束鞘细胞呼吸时产生的二氧化碳都可以利用。碳四植物不仅存在于禾本科植物中,在其他一些双子叶植物和单子叶植物中也存在,如苋科、藜科植物,其叶的维管束鞘细胞也具有上述特点。

三、叶的发育

叶的发育开始于茎尖的叶原基。原基的向上生长一般由顶端的原始细胞和近顶端原始细胞分裂而形成。顶端原始细胞进行垂周分裂,产生出表面层 近顶端的原始细胞进行平周分裂和垂周分裂,产生出表面下层和里面层。这些细胞平周分裂增加了叶原基的厚度,垂周分裂增加了叶原基的长度,形成了一个木钉状的结构。叶的顶端生长时期比较短,因此长度的增加主要靠上述衍生细胞的居间生长和以后边缘分生组织、板状分生组织的居间生长。

在原基伸长的早期,局部的分生组织沿原基的两侧活动,这些两侧的分生组织称边缘分生组织,包括一行边缘原始细胞和近边缘原始细胞。边缘原始细胞经垂周分裂产生原表皮 近边缘原始细胞平周分裂和垂周分裂交替进行形成了基本分生组织和原形成层,平周分裂决定了叶肉细胞的层数,在一种植物中叶肉的层数基本是恒定的。等到各层都已形成,细胞只进行垂周分裂,增加叶面积而细胞层数不变,这种只进行垂周分裂的平行层细胞称为板状分生组织。在原形成层分化的区域,板状分生组织的活动受到了干扰,细胞进行垂周分裂和平周分裂。

在板状分生组织垂周分裂的同时,叶肉细胞开始分化。将来形成栅栏组织的细胞垂周延伸,并伴有垂周分裂 海绵组织的细胞也有垂周分裂,但没有栅栏组织多,形状上依然为等径的。当栅栏组织细胞继续分裂时,邻近的表皮细胞停止分裂而增大,因此出现几个栅栏细胞附着在一个表皮细胞上的结果。栅栏组织细胞分裂的时间最长,分裂完成以后栅栏细胞沿着垂周壁彼此分离,这种细胞间的部分分离和细胞间隙的形成,在海绵组织中要早于栅栏组织,海绵组织细胞的分离伴有细胞的局部生长,常发育出具有分支的细胞。

维管组织的发育是从将来中脉处原形成层的分化开始的,这时叶的发育还处于木钉状,这种原形成层的分化与茎上的叶迹原形成层是连续的。各级侧脉则从边缘分生组织所衍生的细胞中发生,较大的侧脉的发生比较小的侧脉开始得早些,而且更靠近边缘分生组织,在居间生长的整个过程中,新的维管束可以不断地形成,也就是说,较早形成的基本组织可以较长时期保留产生新的原形成层束的能力。小脉发生时所包含的细胞比大脉要少,最小的脉发生时可能只有一列细胞。原形成层的分化往往是一个连续的过程,因为连续形成的原形成层束与较早形成的原形成层是相连续的。韧皮部以相似的方式进行分化,但最初成熟的木质部却是在孤立的区域中,后来由于原形成层的伸入,分化出木质部而连续起来。双子叶

植物叶中脉的纵向分化是向顶的，即最初在叶基部，然后向着叶尖的方向，一级侧脉由中脉向边缘发育，在具有平行脉的叶中几个同样大小的叶脉的发育是向顶的。单子叶和双子叶植物的小脉都在大脉间发育，一般由叶尖向叶基发育。

叶的发育过程不像根、茎那样还保留有原分生组织组成的生长锥，而是全部发育形成叶的成熟结构，不再保留原分生组织，因此叶的生长有限，达到一定大小后就停止。

四、叶对不同生境的适应

叶的形态和结构对不同生态环境的适应性变化最为明显，如旱生植物和水生植物的叶、阳地植物和阴地植物的叶在形态结构上各自表现出完全不同的适应特征。

旱生植物的叶一般具有保持水分和防止蒸腾的明显特征，通常向着两个不同的方向发展：一类是对减少蒸腾的适应，形成了小叶植物，其叶片小而硬，通常多裂，表皮细胞外壁增厚，角质层也厚，甚至于形成复表皮，气孔下陷或局限在气孔窝内，表皮常密生表皮毛，栅栏组织层次多，甚至于上、下两面均有分布，机械组织和输导组织发达，如夹竹桃等的叶（图 2－57 B）；另一种类型是肉质植物，如马齿苋、景天和芦荟等，它们的共同特征是叶肥厚多汁，在叶肉内有发达的薄壁组织（图 2－57 A），贮存了大量的水分，以此适应旱生的环境。

水生植物部分或完全生活在水中，环境中水分充足，但气体明显不足。对于挺水植物和浮水植物的叶而言，除细胞间隙发达或海绵组织所占比例较大外，与一般中生植物叶结构差不多；但对于沉水叶，环境中除气体不足外，光照强度显然也不够，因此叶的结构和旱生植物不同。沉水叶一般表皮细胞壁薄，角质膜薄或没有角质膜，也无气孔和表皮毛，但表皮细胞具有叶绿体，所以吸收、气体交换和光合作用均由表皮细胞进行；叶肉组织不发达，层次少，无栅栏组织和海绵组织的分化，细胞间隙特别发达；导管和机械组织不发达，如眼子菜等（图 2－58）。

阳地植物长期生活在光线充足的地方，形成了对强光的要求而不能忍受隐蔽的环境。这种植物在阳光直射下，受光受热比较多，周围空气比较干燥蒸腾作用加强，因此阳地植物的叶倾向于旱生叶的特征。

阴地植物长期生活在遮蔽的地方，在光线较弱的条件下生长良好而不能忍受强光。一般阴地植物叶片构造特征与阳地植物相反，叶片大而薄，角质膜薄，单位面积上气孔数目少，栅栏组织不发达，只有一层，海绵组织发达，占了叶肉的大部分，有发达的细胞间隙，细胞中叶绿体大而少，叶绿素含量多，有时表皮细胞也有叶绿体，机械组织不发达，叶脉稀疏，这些特点均有利于光的吸收和利用，因而能适应光线不足的环境。

总之，叶是植物体中容易变化的器官。具有相同的基因型而生长在不同环境下的两株植物，均会对环境条件表现出相应的结构与生理上的适应性。在同一植株中，树冠上面或向阳一侧的叶呈阳生叶特征，而树冠下部或生于阴面的叶因光照

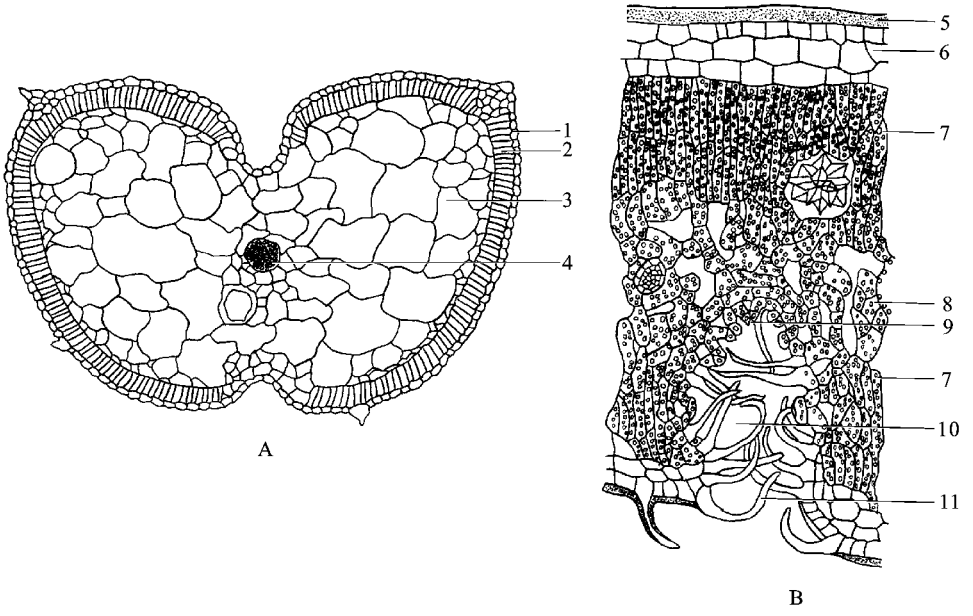


图 2-57 旱生叶的结构(自李正理、张新英、周仪等)

A. 籽蒿叶横切面 B. 夹竹桃叶横切面

1. 表皮 2. 栅栏组织 3. 贮水组织 4. 维管束 5. 角质层 6. 复表皮 7. 栅栏组织 8. 海绵组织 9. 气孔 10. 气孔窝 11. 毛

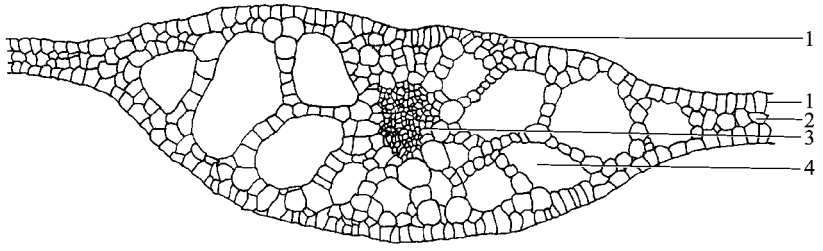


图 2-58 眼子菜叶横切面(自周仪)

1. 表皮 2. 叶肉 3. 维管束 4. 气腔

较弱呈现阴生叶特点,且叶在树冠上位置越高,表现出越多的旱生特征,这显然与水分的供应有关。

五、落叶与离层

叶有一定寿命,生活期终结时,叶便枯死脱落。叶生活期的长短在各种植物中是不同的,一般植物的叶,生活期为一个生长季。草本植物,叶随植株死亡,但依然残留在植株上;多年生木本植物,有落叶和常绿之分,落叶树春天新叶展开,秋季脱落死亡。落叶是植物减少蒸腾、度过不良环境的一种适应。温带地区冬季干而冷,

根吸水困难，叶脱落仅留枝干，以降低蒸腾，热带地区旱季到来，同样需要落叶来减少蒸腾；常绿树四季常青，叶子也脱落，但不是同时进行，不断有新叶产生，老叶脱落，叶的寿命一般较长，可生活多年，因此，就全树而言，终年常绿。

随着秋季的来临，气温持续下降，叶子的细胞中首先发生各种生理、生化变化，许多物质分解被运回到茎中，叶绿素被破坏而解体，光合作用停止，而叶黄素和胡萝卜素不易被破坏，同时由于花青素的形成，使叶片由原来的绿色逐渐变为黄色或红色，与此同时，靠近叶柄基部的某些细胞有细胞学和组织学上的变化，这个区域的薄壁细胞分裂产生数层小型细胞，构成离区（图 2－59），离区中的一些细胞胞间层黏液化并解体，细胞间相互分离成游离状态，只有维管束还连在一起，这个区域称为离层，离层细胞的支持力量非常脆弱，这时叶片也已枯萎，稍受外力，叶便从此处断裂而脱落。叶脱落后，离层下面的细胞壁和细胞间隙中均有木栓质形成，构成保护层，可以保护叶脱落后所暴露的表面，避免水分的丧失和病虫害的伤害。

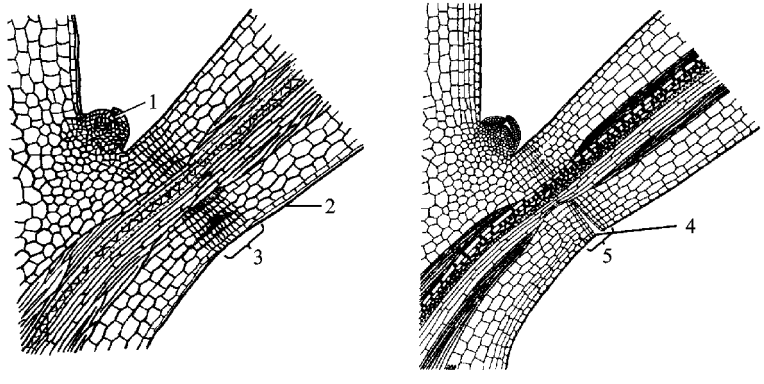


图 2－59　离区的离层和保护层结构示意图（自陆时万等）

A. 离区的形成　B. 离层和保护层

1. 腋芽　2. 叶柄　3. 离区　4. 保护层　5. 离层

六、叶的变态

叶是植物体容易变化的器官，变态较多，主要有以下类型。

（一）苞片（bract）和总苞片（involucre）

生于花下的变态叶，称苞片，一般较小，绿色，但亦有大型而呈各种颜色的。数目多而聚生在花序基部的苞片总称为总苞片。苞片和总苞片有保护花和果实的作用，有些还有吸引昆虫的作用，如鱼腥草的大而白色的总苞片。苞片的形状、大小和色泽，因植物种类不同而异，可作为种属的鉴别依据。

（二）叶刺（leaf thorn）

由叶或托叶变成刺状而形成，如仙人掌类植物肉质茎上的刺和小檗属茎上的

刺以及刺槐、酸枣叶柄两侧的托叶刺,均称为叶刺,它们都着生于叶的位置上,叶腋处有叶芽,叶芽可发育为侧枝。

(三) 叶卷须(leaf tendril)

由叶或叶的一部分变成卷须,如豌豆和野豌豆羽状复叶先端的一些小叶片变成卷须,菝葜属的托叶变成卷须,借以攀援向上,都称叶卷须。

(四) 叶状柄(phyllode)

有些植物的叶片完全退化,而叶柄变为扁平的叶状体,代行叶的功能,称为叶状柄,如我国南方的台湾相思树,只有在幼苗时期出现几片正常的二回羽状复叶,以后小叶片退化,仅存叶状柄(图 2-60)。

图 2-60 合欢属的幼苗(自戴伦焰)
1. 叶状柄 2. 羽状复叶

(五) 鳞叶(scale leaf)

叶特化或退化成鳞片状,称鳞叶。如在某些木本植物芽的外围,由叶变态的鳞叶包围,起保护幼芽的作用,亦称芽鳞,一般褐色,具有茸毛或黏液;另外,在地下茎如藕、荸荠的节上也生有膜质干燥的鳞叶,为退化叶;在鳞茎上,鳞叶肥厚多汁,含有丰富的贮藏养料,如洋葱、百合的鳞叶。

(六) 捕虫叶(insect-catching leaf)

少数植物具有捕食动物的功能,这类植物多生活于缺氮的环境中,被称为食虫植物。食虫植物叶发生变态,能捕食小虫,称为捕虫叶。捕虫叶特化成囊状(狸藻)、盘状(茅膏菜)或瓶状(猪笼草),利于捕食小虫,同时仍具有叶绿体,既能进行光合作用又能消化分解动物性食物。如茅膏菜的捕虫叶呈盘状,上表面有许多顶端膨大的腺毛,能分泌黏液,像粘蝇纸粘苍蝇一样粘住微小的昆虫,邻近的触毛弯下来把昆虫紧紧地钉在叶上,分泌一些酶,慢慢地把虫体消化,然后触毛再张开,等待新的猎物。猪笼草的捕虫叶呈瓶状(图 2-61),结构更为精巧,瓶状叶挂在长叶柄上,造型优美的长柄缠绕在起支持作用的树枝上,瓶顶端有盖,盖的腹面有蜜腺,通常瓶盖打开着,散发着独特的气味,昆虫受到诱惑,为了到达蜜腺,不得不爬到瓶口,结果往往坠入瓶中,被瓶中的消化液消化并吸收(见彩色插图Ⅱ)。

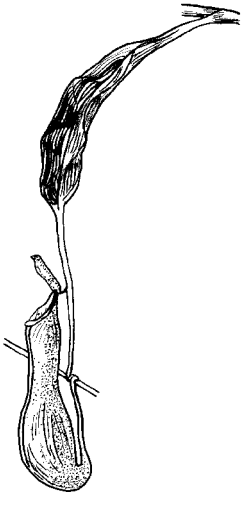


图 2-61 猪笼草的捕虫叶(自戴伦焰)

变态是植物的营养器官在适应不同的环境和功能时,形态和结构上发生的可以遗传的变化。在变态器官中,一般将器官功能不同而来源相同的,称同

源器官，如枝刺、根状茎、块茎和茎卷须等为同源器官；而来源不同但功能相同的称同功器官，如块根与块茎，虽然从来源上看，前者为根，后者为茎，但均有贮藏的功能。变态器官都是植物长期适应环境的结构，一般说来，植物器官的形态虽然有一定的遗传稳定性，但当外界条件变化时，可因变异而产生新的适应，并遗传给后代，再经过长期的自然选择而保留下来。

第五节　营养器官内部结构上的关系

植物各器官间的组织是相互联系的，虽然根、茎、叶的结构不同，但其表皮、皮层和维管组织共同构成一个统一的整体，彼此互相联系。根、茎、叶的表皮形成了表面的保护体系，表皮之下是皮层，表皮和皮层的联系都比较简单，而维管组织的联系则比较复杂。

叶的维管束和茎中维管束是联系在一起的，由于叶着生在节上，茎中的维管束有部分从节的部位分枝进入叶中，因此节部的维管束变化很多，十分复杂。一般把维管束从茎中分枝起穿过皮层到叶柄基部止的这一段称为叶迹（leaf trace）（图2－62），每片叶子的叶迹数目，随植物的种类而异，可以是一至多个，但对每一种植物而言是一定的。叶脱落后，可以在叶痕上看到叶迹及叶迹的数目。在茎中叶迹的上方，有一个薄壁组织填充的区域称叶隙（leaf gap）。

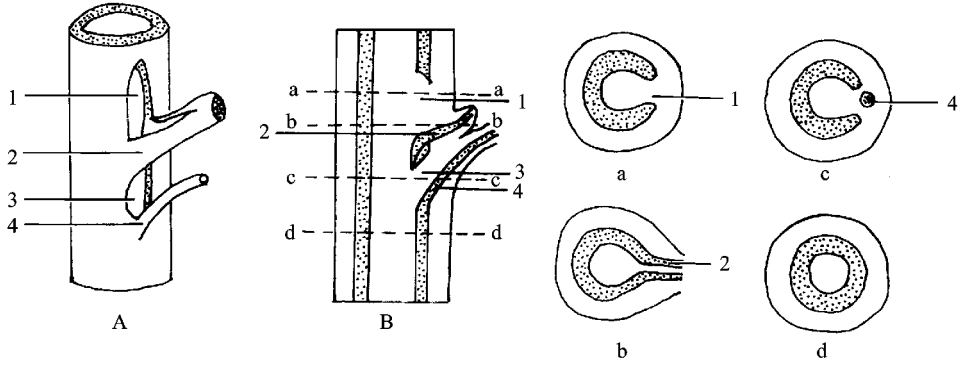


图2－62　节部维管束图解

A.　叶迹、枝迹与维管柱的立体关系图　B.　茎节部过叶迹、枝迹的径向纵切图

a，b，c，d 通过 B 图 a－a，b－b，c－c，d－d 各平面的横切图

1. 枝隙　2. 枝迹　3. 叶隙　4. 叶迹

侧枝由叶柄基部的腋芽发生，因此，侧枝的维管组织也是在节处由主干分枝而来。通常将主干维管束分支通过皮层进入侧枝的部分称枝迹（branch trace）。每个枝的枝迹常为两个维管束合并组成，也有一个或多个的，在枝迹的上方，也有一个由薄壁组织所填充的区域称枝隙（branch gap）。由于叶与侧枝的维管束都在节

部分枝,因此节部的结构格外复杂。

茎与根之间的维管组织联系在初生结构中比较复杂,由于根与茎中的维管束排列不同,在根中,木质部与韧皮部相间排列,其发育方式均为外始式,而在茎中,木质部与韧皮部相对排列,木质部内始式发育,韧皮部外始式发育,因此,在根与茎相连接的下胚轴有一根茎过渡区,在这里初生维管组织由根的排列形式转变成茎的排列形式,转变的过程有几种不同类型(图 2-63),以图 2-63A 为例,根为四原形结构,首先木质部束由内向外纵裂为两束,并分别向两侧反转,移至韧皮部内方,与来自另一木质部束的 1/2 合并,再与韧皮部相连,转变为茎中的排列方式。

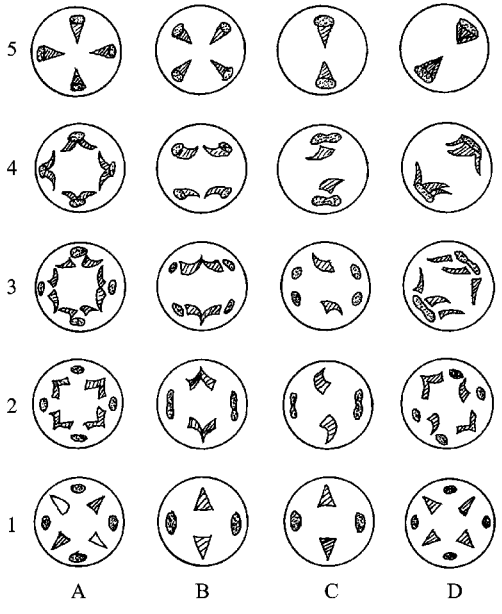


图 2-63 根茎过渡区维管结构联系图解
(自李正理、张新英)
A,B,C,D 分别代表四种类型
1. 根中柱的横切面 2~4. 过渡区横切面 5. 茎维管柱横切面

综上所述,植物体内的维管组织,从根通过下胚轴的根茎过渡区与茎相连,再通过枝迹与叶迹和所有侧枝及叶相连,构成了一个连续的维管系统。

思考与探索

1. 从种子的结构如何分析它对种子植物繁衍的重要意义?
2. 结合本章和第一章的有关内容,并进一步查阅文献资料,分析‘人工种子’的基本原理及其发展应用前景。
3. 何谓子叶?子叶与植物的营养叶之间有什么关系?举例说明不同植物中子叶的形态结构与功能之间的关系。
4. 根的原分生组织细胞有哪些特点?从分生区到根的次生结构形成,原分生组织

经过了哪些发育阶段，细胞发生了什么样的变化？“ 不活动中心 ”的发现对根发育的理解有什么影响？

5. 简述顶芽和侧芽的起源和进一步发育，并查阅文献资料，了解近年来植物分子生物学研究对顶芽和侧芽发生的解释。
6. 简述侧根和叶的起源与发育，并解释内起源和外起源的概念。
7. 双子叶植物茎和单子叶植物茎的结构有什么相同之处？又有什么不同之处？如何从结构上区别裸子植物茎和双子叶植物木本茎？
8. 比较双子叶植物根与茎在结构上的差异，这种差异与器官的功能有什么关系？
9. 举例分析双子叶植物的根和茎怎样由初生结构发展到次生结构的。
10. 旱生植物叶、水生植物叶与中生叶相比在形态和结构上发生哪些变化？这些变化对植物本身有什么意义？
11. 为什么一株植物茎的下部叶和上部叶表现出不同的形态结构特点？查阅资料说明形成这些特点的可能原因。
12. C_3 和 C_4 植物叶的结构分别有什么特点？结合光合作用说明这些特点的意义是什么。
13. 阅读本窗口内容和查阅文献资料，简述研究植物细胞程序性死亡在理论上和实践上有何重要意义。
14. 亲自进行树皮环剥实践，在方法上进行各种探讨，并对各项实践结果给以理论上的解释。

第三章

植物的无机营养

提 要　水和许多矿质元素是植物的无机营养。本章讨论了植物对水分吸收、运输和散失的方式和影响因素，简单介绍了气孔运动及其调节和水分在导管内的上升以及蒸腾拉力－内聚力－张力学说；讨论了植物必需矿质元素的种类和生理作用，植物对矿质元素的吸收特点和同化方式，以及运输途径和影响根系吸收矿质元素的外界条件。本章的“窗口”为“气孔运动的调节机理”和“作物营养元素缺乏症的检索表”。

植物是一个能够维持一定的稳定状态的开放系统。它之所以有生命，就在于它必须依赖环境供给的物质、能量和信息，并通过复杂的代谢过程来完成生长发育。

第一节　植物的水分代谢

水分与植物生命活动息息相关。植物细胞、组织以至整株植物的正常生命活动，都必须有水分的参与。一旦环境的水分不足，植物的生命活动就要受到破坏，乃至停止。植物在整个生命过程中，需要不断地从环境中吸收水分，将水分运输和分配到各个细胞、组织和器官，同时又将大部分水分排出体外，整个过程称为植物的水分代谢。

一、植物根系对水分的吸收

根系是吸收水分的主要器官。根系吸水的部位主要是根尖，包括根冠、分生区、伸长区和根毛区，其中根毛区吸水能力最强。

（一）根系对水分的吸收

根系吸收水分有两种方式：一种是被动的物理过程，另一种是主动的生理过程。

1. 被动吸水

指由于枝叶的蒸腾作用而引起的根部吸水现象。由于正在进行蒸腾作用的枝叶可以通过被麻醉的甚至于死亡的根部吸收水分，根只是作为水分进入植物体的被动吸收表面，因此，称这种吸水方式为被动吸水。实际上，由于叶片进行蒸腾作用，引起了叶细胞水分亏缺，水势下降并与相邻细胞造成了水势差，其结果是把茎及根导管中的水柱拖曳上升，并最终引起根部细胞水势下降，从而促使根部细胞从土壤中吸收水分。

因此，蒸腾拉力才是被动吸水的动因。在一般情况下，由于蒸腾作用强，被动吸水是植物吸水的主要方式。只是在蒸腾强度低（如春季叶片尚未展开）时，或者当蒸腾作用受抑制时，被动吸水才不占主要地位。

2. 主动吸水

仅由根系代谢活动而引起的根系向外界环境吸水的过程称主动吸水。

（1）现象　吐水、伤流和根压都是主动吸水的表现。在空气湿度大，土壤水分充足，土壤温度适宜时，可以见到叶尖（如小麦）或叶边缘（如番茄）有向外溢出液滴的现象，这就是吐水（guttation）。植株生长健壮，根系活力较强，其吐水量也常常较大，所以吐水在农业上可作为壮苗的一种生理指标。如果把生长旺盛的植株从近地面切断，残茎伤口会向外溢出汁液，这种现象称伤流（bleeding），流出的汁液称伤流液。如果在切口处套上橡皮管与压力计相接，压力计就会显示一定的压力，此压力称为根压（root pressure）（图 3－1）。大多数植物的根压不超过 0.1 ~ 0.2 MPa。伤流液里不仅含有多种无机盐，还含有一些有机物如天冬酰胺、谷氨酰胺等，这说明根系具有合成这些含氨有机物的能力，所以对伤流液的分析，可广泛地用于研究根系的生命活动。

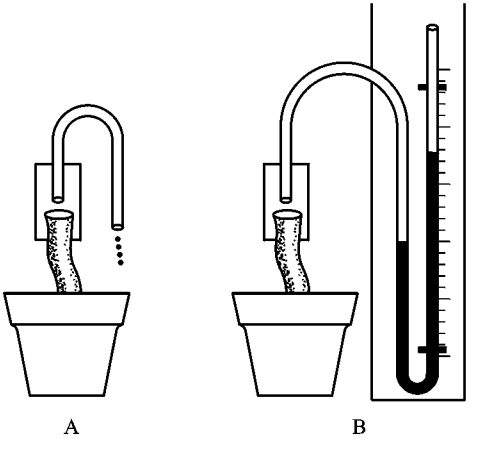


图 3－1　伤流和根压的示意图（自潘瑞炽等）
A. 伤流液从茎部切口处流出　B. 用压力计测定根压

温度以及根部呼吸的抑制剂都能影响吐水、伤流和根压。做伤流、根压实验时，都已把植株上部切除，不可能是蒸腾拉力引起根系吸水，因此吐水、伤流都是根系主动吸水的表现。

（2）机理　通常认为由根部代谢活动而引起的离子吸收和运输，造成了内外的水势差，从而使得水分按照依次下降的水势梯度，从外界环境通过表皮、皮层和内皮层而进入中柱导管，并进而向上运输。

（二）水分在根系中的运输

土壤水分进入根表皮，经过皮层、内皮层，到达维管束。在皮层中，水分通过质外体（apoplast）和共质体（symplast）途径运输。如图 3－2 B 所示，质外体途径指水

分通过细胞壁、细胞间隙等没有原生质的部分移动，水分移动速度快。共质体途径指水分经过胞间连丝和细胞膜从一个细胞进入到另一个细胞，水分移动速度较慢。根尖附近的内皮层没有木栓化，水分和溶质能通过，一旦内皮层细胞径向壁和横向壁木栓化和木质化，即具有凯氏带结构，形成不透水和溶质的屏障，水分只有通过共质体途径进入中柱鞘。这样，内皮层起到半透性膜的作用，只要其内皮层两侧质外体中溶液的水势不同，就可以发生渗透作用。由于进入中柱薄壁细胞内的离子，将主动分泌（或漏出）到质外体中，这些离子被内皮层凯氏带阻碍，也不会向内皮层以外扩散，造成内皮层以内的部分离子浓度上升（水势下降），而内皮层以外的部分离子浓度下降（水势增高）。而内皮层内外共质体的水势差的形成，可能是韧皮部来源的蔗糖运输差异，使内皮层内侧中柱鞘细胞的水势低于皮层细胞。此外，蔗糖

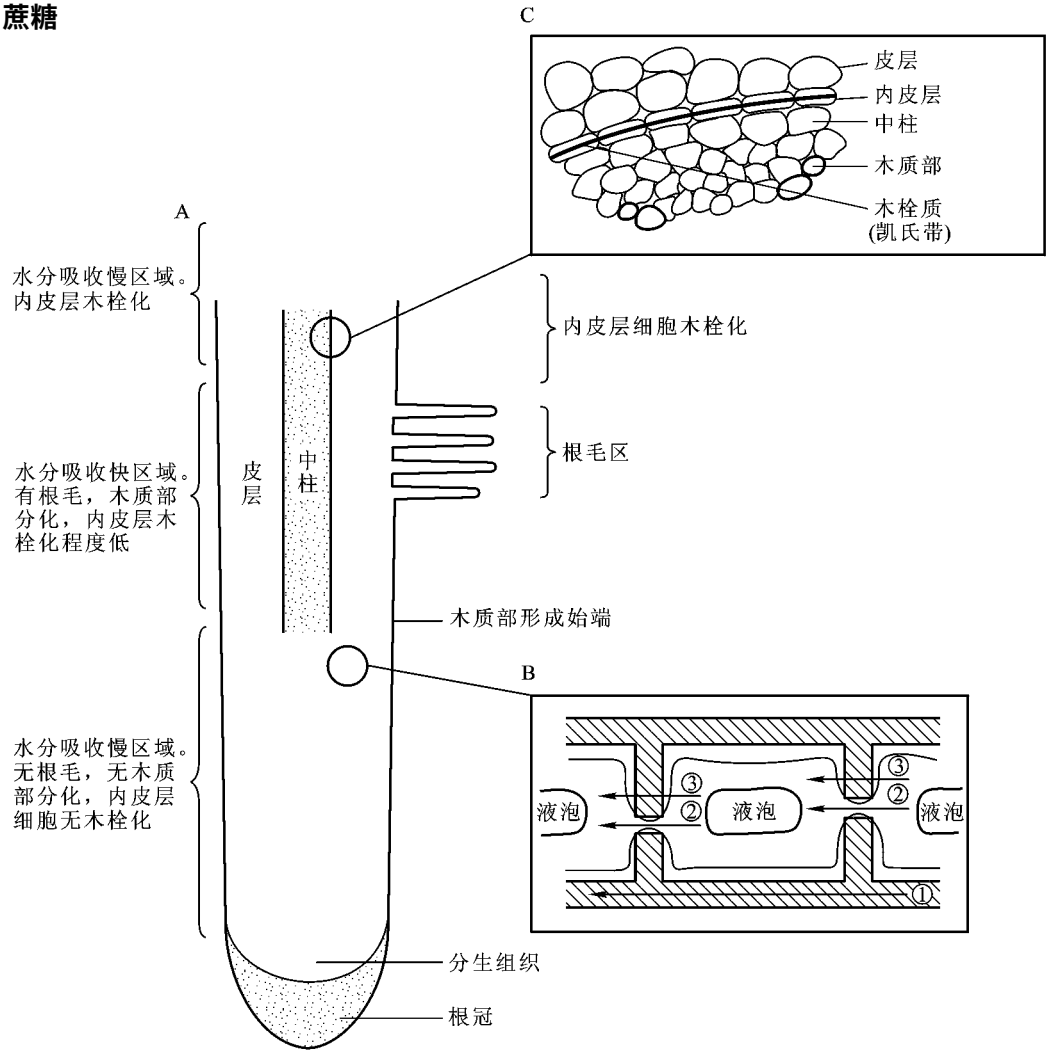


图 3－2 初生根中水分的运输（自 Lack 和 Evans，2001）

A. 根不同区域对水分吸收的差异 B. 水分在根细胞中运输的途径 C. 介于皮层和维管束组织之间的内皮层

① 质外体运输 ② 通过胞间连丝运输 ③ 经过细胞膜从一个细胞进入另一个细胞

运输还可能引起从根表皮细胞到中柱鞘细胞水势逐渐降低的梯度变化，水分沿水势梯度进入到木质部导管中（图 3－2）。其结果是，中柱的水势比皮层的低，水分从皮层移动到中柱导管内。

（三）影响根系吸水的外界条件

植物吸收水分是个复杂的过程，它不仅取决于根系的结构、根系水势的调节、茎、叶的结构，也取决于土壤的性质、土壤的水分状况，还取决于当时当地的各种气候条件。因此，植物吸收水分是受到土壤—植物—大气这样一个连续体系内的水势梯度的影响和调节的。

大气因子和土壤因子等对植物根系吸水有重要影响，在此仅对土壤因子对根系吸水的影响进行讨论。

1. 土壤可用水分

土壤溶液的水势包括土壤溶液的渗透势和衬质势。土壤水分中含有很多可溶性的溶质，除盐碱地外，一般会产生 −0.01 ~ −0.02 MPa 的渗透势。土壤溶液水势的关键组分是衬质势，在干旱土壤里，其衬质势可低到 −3 MPa，甚至更低。当降过透雨或浇过透水后，一部分水将因重力而向下流失，而另一部分水则由于毛细管作用，而存留在土壤的孔隙里。此时，土壤溶液水势大约为 −0.01 MPa。由于植物根系溶液水势一般都低于此数值，所以植物根系能从土壤中吸收水分。当植物根系所吸收的水分得不到及时补充时，植物就会发生萎蔫。萎蔫是指水分亏缺时，细胞失去紧涨状态，叶片和茎的幼嫩部分下垂的现象。当萎蔫过度时，萎蔫的植株在水分充足的条件下也不能恢复正常状态，此时则称永久萎蔫。一般植物发生永久萎蔫时，其土壤溶液水势约为 −1.0 ~ −2.0 MPa。

土壤溶液浓度提高，会降低土壤溶液水势。因此在盐碱土中栽培的植物，往往因根系吸收水分困难而不能正常出苗和生长。

2. 土壤温度

土壤温度直接影响根系的生理活动和根系的生长，所以对根系吸水影响很大。土壤温度过低时，根系吸水能力明显下降，这是因为低温使根系代谢活动减弱，使水分和原生质的黏滞性增加，因而影响了根系对水分的吸收。

温度过高时，酶易钝化，根系代谢失调，对水分的吸收也不利。

3. 土壤通气状况

根系在良好的通气环境中，代谢活动正常进行，根系吸水旺盛。在通气不良的环境中，若短期处于缺氧和高浓度二氧化碳的环境中，也会使细胞呼吸减弱，影响主动吸水。如用 CO_2 处理水稻幼苗根部，可使吸水量降低 14% ~50%。而若长时间的缺氧，则会导致植物进行无氧呼吸，产生和累积较多的酒精，使根系中毒，以至吸水能力减弱。植物受涝而表现缺水症状，就是这个原因。

二、植物的蒸腾作用

水是植物生活不可缺少的条件，陆生植物吸收的水分，仅有 1% ~5% 用于代

谢,绝大部分散失到体外。蒸腾作用是水分散失的主要方式。

植物通过地上部分的组织(主要是叶)以水蒸气状态散失水分的过程称为蒸腾作用(transpiration)。它在本质上同蒸发作用是一样的,但是因为这一过程除受外界条件的影响外,还和植物的形态结构、生理过程的控制有关,因此特称蒸腾作用。蒸腾作用是植物适应陆地生存的必然结果。

(一) 蒸腾作用的意义和指标

蒸腾作用是植物吸收和输送水分的重要动力。蒸腾流可作为盐类和其他多种物质在植物体内运输的载体,以满足各个器官生命活动的需要。通过蒸腾作用还可以降低植物体叶面的温度,使植物免受灼伤。

蒸腾作用的强弱,可以在一定程度上反映植物的水分代谢状况。常用的指标有蒸腾速率、蒸腾效率和蒸腾系数。蒸腾速率是指植物在一定时间内,单位叶面积上散失水分的量,一般以 g/(m^2h) 表示。大多数植物的蒸腾速率白天为 15 ~ 250 g/(m^2h)。蒸腾效率是指蒸腾失水 1 kg 时所形成的干物质的质量(g),其数值越高,表示对水分的利用越经济。蒸腾系数是指形成 1 g 干物质所消耗水分的质量(g)。

(二) 气孔蒸腾和气孔运动

植物的蒸腾作用绝大部分是在叶片上进行的。虽然少量水分可以通过表皮角质层向外蒸腾,但绝大部分是通过叶表面的气孔向外蒸腾,所以又称为气孔蒸腾。虽然不同植物的气孔数目和大小有所不同,但多数植物气孔的面积只占叶表面的 0.5% ~1.5%。实验表明,气孔蒸腾量要比同面积的自由水面的蒸发量快许多倍。那么,这是什么原因呢?我们可用小孔定律来解释。

1. 气孔扩散的小孔定律

植物体内的水分通过气孔蒸腾的过程,首先是水分从湿润的细胞壁蒸发到细胞间隙的内部空腔,然后才是水蒸气从这些内部空腔通过气孔扩散到叶表面(图 3-3)。由于细胞间隙经常地被水蒸气所饱和,所以水蒸气由这些内部空腔通过气孔的扩散是气孔蒸腾的关键。其水分向外的扩散速率取决于气孔孔隙的大小和气孔外面的水蒸气界面层的厚薄,尤其是取决于气孔孔隙的大小。

实验表明 在一定条件下,水蒸气通过气孔孔隙扩散的速率,不与小孔的面积成正比,而与小孔的周长成正比(表 3-1)。

表 3-1 水蒸气通过各种大小的气孔的扩散情况

小孔相对面积	小孔相对周长	扩散失水相对量
1.00	1.00	1.00
0.37	0.61	0.59
0.05	0.21	0.18
0.01	0.13	0.14

那么,为什么蒸发速率与小孔的周长成正比呢?这是因为在任何蒸发面上,气体分子除经表面向外扩散外,还沿气孔的边缘向外扩散。在边缘处,扩散分子相互

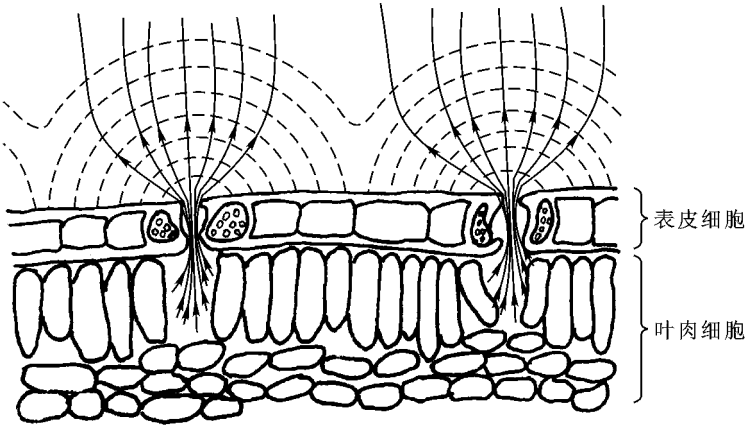


图 3－3　气孔蒸腾中水蒸气扩散途径的图解(自潘瑞炽等)
水蒸气扩散途径以实线表示

碰撞的机会少,因此边缘的扩散率总比中央部分要快,这就是边缘效应。当扩散表面大(大孔)时,孔周长与面积的比值则小,这种效应就表现不出来;只有当扩散表面小(小孔)时,经边缘的扩散才占有优势。因此气体通过小孔表面扩散的速率不与小孔的面积成正比,而与小孔的周长成正比,这就是小孔扩散定律。叶片上的气孔巧妙安排正符合小孔扩散现象(图 3－4)。因此,水蒸气通过气孔的蒸腾速率要比通过同面积的自由水面的快得多。

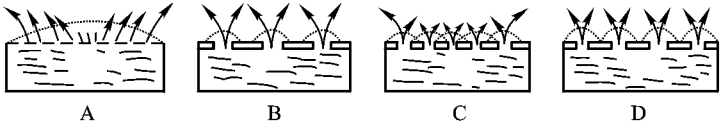


图 3－4　水分通过自由表面与多孔表面比较(自曹宗巽等)
A. 自由水面　B. 小孔分布稀疏　C. 小孔分布过密　D. 小孔分布适当

2. 气孔运动及其机理

气孔是个自动的反馈系统,它按照一定的规律开张和关闭。气孔的启闭是通过保卫细胞来调节的。保卫细胞不同于表皮细胞,其细胞体积较小,其中含有叶绿体,细胞壁厚薄不均匀,靠气孔腔的内壁厚,背气孔腔的外壁薄,这对于气孔的启闭运动是很重要的。

现在以双子叶植物的气孔为例,其保卫细胞呈半月形(图 3－5)。当保卫细胞吸水膨胀时,其细胞体积增大。但因细胞壁厚薄不均匀,较薄的壁易扩展,而较厚的壁不易伸展,故一对保卫细胞都向外弯曲,于是气孔张开。而当保卫细胞失水时,其细胞体积缩小,气孔即关闭。

关于气孔运动的机理,多年来以淀粉－糖的转化来解释。保卫细胞内的叶绿体,在光照下可进行光合作用,于是细胞内 CO_2 浓度降低,引起了 pH 增高到 7.0

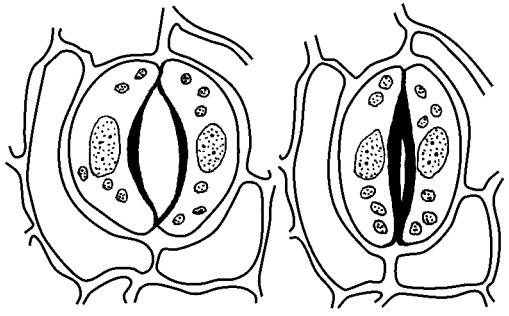


图 3-5 双子叶植物气孔的运动(自潘瑞炽等)
A. 气孔开张 B. 气孔关闭

左右。在 pH 为 7.0 时,有利于淀粉磷酸化酶活性增高,这样淀粉就转化为葡萄糖-1-磷酸,并进而转变成葡萄糖-6-磷酸,后者再水解为葡萄糖,于是保卫细胞的渗透势下降。这样就促进了保卫细胞向邻近的表皮细胞吸水,并导致细胞膨胀,气孔张开。在夜间,植物保卫细胞的光合作用停止,而呼吸作用继续进行,因而细胞内 CO_2 积累,pH 降低至 5.5 左右,于是促进了淀粉的形成,从而造成了保卫细胞水势升高。这样保卫细胞的水分就要丢失,并导致了细胞体积缩小,气孔关闭。现在看来这一学说尽管解释了某些生理现象,但仍有不少疑问。

20 世纪 60 年代后,人们发现了钾离子在气孔运动中扮演着重要的角色。表 3-2 表示了蚕豆叶片下表皮,在光照和黑暗时钾离子浓度、ψ_π 和气孔开度的关系。可以看出,保卫细胞内 K^+ 的积累量与气孔开度呈正相关。照光时,K^+ 浓度增高,气孔开张,反之则关闭。研究表明:K^+ 进入保卫细胞要消耗光合和呼吸产生的能量。在 K^+ 进入保卫细胞的同时,还伴随着 Cl^- 的进入,以维持保卫细胞的电中性。

表 3-2 叶片下表皮 K^+ 浓度、ψ_π 和气孔开度的关系

	K^+ 浓度/($mol \cdot L^{-1}$)	渗透势/MPa	开度/μm
光照	424×10^{-14}	-3.5	12
黑暗	20×10^{-14}	-1.9	2

70 年代后,人们又发现叶片表皮细胞的苹果酸水平与气孔的开度呈密切的正相关。后来又发现了在保卫细胞内,这些苹果酸最终来自于淀粉,并且还是这些苹果酸阴离子和大部分的 K^+ 相平衡,以维持电中性。它们亦可作为渗透物,降低水势,使气孔张开。所以人们又提出了淀粉-苹果酸假说。

气孔运动是一种复杂的生理现象,它和光合、呼吸等有着许多直接和间接的联系,并在植物生命活动中占有重要地位。因此,很多学者都正在以极大的兴趣继续探讨气孔之谜。

气孔运动的调节机理

保卫细胞具有非常敏感的感受外界信号变化的能力。它对光合、蒸腾等生理过程具有十分重要的调控作用，又关系着植物对逆境的适应。气孔运动的机理一直是植物生命活动研究中的热点。

光对气孔运动的影响，长期以来把它与光合作用联系起来分析，但气孔开放的作用光谱和光合作用的作用光谱有很大差异，并且蓝光、红光可直接刺激保卫细胞质膜上的受体，引起质膜 H^+-ATP 酶的活化，使气孔张开。

淀粉与糖的转化假说受到了质疑，这是因为保卫细胞内淀粉与糖的转化相当缓慢，并且淀粉水解反应前后的渗透势也没有实质的变化，有些植物的保卫细胞里也没有叶绿体。有些试验则表明气孔的开张与苹果酸的产生有关，苹果酸可作为渗透物，与钾离子共同降低保卫细胞的水势，促使保卫细胞吸水，气孔张开。苹果酸在适宜的条件下可解离成苹果酸根离子，从质膜上的阴离子通道送出。通道有慢速、快速阴离子通道两种类型。

K^+ 逆着浓度梯度进入保卫细胞内部与质膜上的被光活化的 H^+ 泵 ATP 酶有关。近年还发现了质膜上存在 K^+ 通道。光照时，质膜超极化，K^+ 内流通道激活，K^+ 进入保卫细胞。黑暗时，质膜去极化，K^+ 外流通道激活，K^+ 沿着电化学势梯度外流。

植物激素例如 ABA 可作用于保卫细胞质膜的外侧，引起 H^+-ATP 酶磷酸化或直接抑制 K^+ 内流通道（先）、活化 K^+ 外流通道（后）。也有人认为与第二信使（Ca^{2+}，IP_3）的变化有关。生长素也可作用于阴离子通道和质膜上的 H^+-ATP 酶。

微管、微丝参与气孔的运动已有确实的试验证据，它们也许是通过影响马达蛋白 ATP 酶的活性而调节气孔的运动，也许是独立地作用于原生质。在气孔运动中，原生质的运动应该受到重视，这是因为细胞骨架像网络构架一样，会把特定的受体 CaM，ATP 酶等固定在特定的区域，它们必然会限制保卫细胞的运动。而 K^+ 进入保卫细胞所造成的去极化和超极化，也很可能会和在运动细胞里一样，通过某些信号转导机制去诱导运动蛋白的运动，促使气孔启闭。

参考文献

1. 王学臣．气孔运动机理．植物生理补充教材（内部资料），1996
2. Martin E S 等著．气孔．张崇浩译．北京：科学出版社，1987
3. Assmann S M. Stomata ann rev. Cell Biol，1993

（张崇浩　北京师范大学生命科学学院　教授）

（三）影响蒸腾作用的内外因子

蒸腾作用既受植物本身的形态结构和生理状况的影响，同时又受多种环境条件的影响。

1. 内部因子

气孔的开张和关闭对蒸腾作用影响最大。一般认为，气孔的启闭表现近似昼夜节奏，它们直接影响着气孔蒸腾。细胞的充水程度、质膜的透性、叶肉细胞壁的

形状等也都影响着植物的蒸腾作用。

2. 外部因子

光照是影响蒸腾作用的最主要的外界条件。引起气孔开张所需的最小光量随植物种类有所不同,有些种类只在全日照的 1% ~2% ,就可引起明显的开张反应。

大气湿度直接影响蒸腾作用。当空气中相对湿度增大时,叶面与大气间的蒸气压就减小,蒸腾速率就下降。

温度对蒸腾速率也有很大的影响。在一定范围内,温度升高促进蒸腾作用,但温度过高,也会使气孔关闭。

各种环境条件往往同时作用于植物体。

三、植物体内水分的运输

陆生植物根系从土壤中吸收的水分,要通过茎、叶的运输,运送到身体的各部,其中一部分要参与各种代谢活动,而大部分则要通过蒸腾作用,以水蒸气状态散失到大气中。

(一) 水分运输的途径

水分由根毛表皮细胞吸收进入根系后,便经根部皮层及内皮层进入木质部导管。然后,水分沿着茎干的导管运输到叶组织细胞,再经细胞间的传送,散失于气孔下部的细胞间隙,最后由气孔蒸腾到大气中。由此可见,土壤-植物-空气三者之间的水分是具有连续性的,故这个系统可称为土壤-植物-空气连续系统(图 3-6)。可以看出,水分在植物体内的运输可分为两种情况:一是经过维管束系统的导管,水分在其中运输,阻力很小,速度较快,适于长距离运输;另一是在活细胞之间的运输,阻力较大,速度较慢,仅适于短距离运输。一些植物如苔藓,由于没有真正的输导系统,所以长得很矮。只有在进化过程中,出现了管胞(蕨类和裸子植物)和导管(被子植物)后,植物生长才可高达几米甚至百米。

(二) 水分沿导管上升的动力

运输水分的导管系统其上端与叶片的薄壁细胞相连,下端被根系的薄壁细胞所包围。因此,水分运输的动力,其上端为表现蒸腾拉力的被动吸水,其下端为表现根压的主动吸水。

根压一般较低,只是在土温适宜、水分充足、大气湿度大、蒸腾作用很弱的情况下,才对水分上升起较大的作用。

蒸腾拉力前已述及。由于我们可以把根、茎、叶导管内的溶液看作是一连续的水柱,水柱的上端就好像悬挂在叶肉细胞内,而下端连接着根系的活细胞。因此,连续的水柱在受到蒸腾拉力的向上牵引时,也必然会受到重力的牵引。这样,水柱受到上拉下坠,就使它产生了张力(-0.5 ~ -3 MPa),即水柱处于张力状态。这个张力可以通过连续水柱而传导到根系的活细胞。水柱会不会由于承受张力而断裂呢?不会的,相同分子之间有着相互吸引的力量即内聚力,水分子的内聚力可达 +20 ~ +30 MPa,大于张力,所以不会断裂。这种以蒸腾拉力、内聚力和张力来解

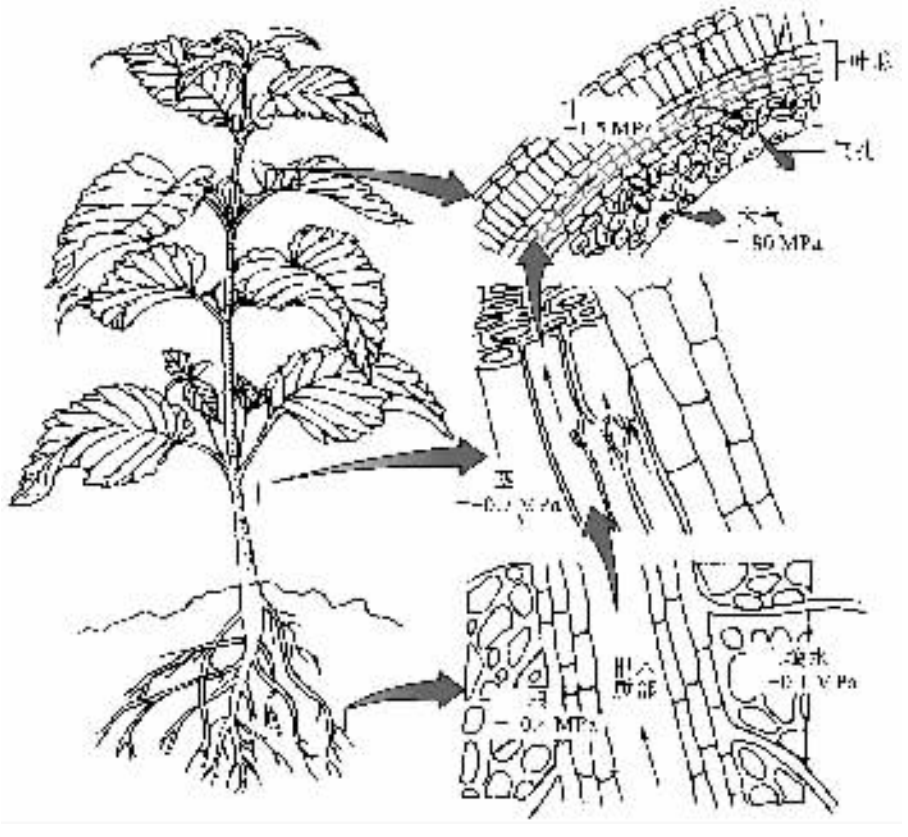


图 3-6　土壤-植物-空气连续系统(自 Solomon 等)

释水分上升的学说,称为蒸腾拉力-内聚力-张力学说,它最初是由狄克逊(Dixon)提出的,目前仍被普遍接受。

水分在木质部中运输速度很快,每小时可达 1 ~ 6 m 甚至 40 ~ 45 m,但草本植物仅为 0.6 m/h。

第二节　植物的矿质营养

植物正常的生命活动,除了需要水分子中的氢、氧元素以外,还需要许多其他元素,这些元素主要是靠根系从土壤中的无机盐得到的。由于自然状况下土壤中的无机盐都是从矿物质风化而来,是复杂的晶体结构通过物理的或化学的变化而缓缓地得以分解,所以,这些元素在植物生理学上传统地称为矿质元素。植物对矿质元素的吸收、运输和同化通称为矿质营养(mineral nutrition)。根据植物生态学家估计,在陆地上生长的植物,一年产生的干物质大约为 100 亿 t,按植物干物质中有 5% 的矿物质计,每年陆生植物从土壤中‘开矿’约开出 5 亿 t 的矿物质。

植物的一生都需要矿质元素,矿质元素的吸收、运输和转化都关系到植物生长

发育的好坏。“有收无收在于水,多收少收在于肥”,准确地反映了水分代谢、矿质营养与植物(作物)之间的关系。缺少某种元素,往往会严重地影响植物的生长发育,而土壤又经常不能满足作物对矿质元素的需要,因此,施肥就成为提高产量和改进品质的主要措施之一。

一、植物必需的矿质元素及其作用

植物体中含有许多化合物,也含有许多离子,它们都是由不同元素组成的。植物体中有些什么元素?哪些元素是生命活动所必需的?这些元素又具有什么生理功能?这都是学习矿质营养时首先应该掌握的基础知识。

(一) 植物必需的矿质元素

在自然界发现的化学元素中,除碳、氮和硫外,从植物燃烧后的灰分中检测出约有 70 多种元素。哪些灰分元素为植物营养所必需,仅仅依靠对灰分的化学分析难于得到准确的答案。人们了解植物必需的矿质元素是采用溶液培养法或砂基培养法来进行的。

溶液培养法是指在人工配制的培养液中栽培植物的方法。根据实验目的的不同,可以有计划地变更培养液的成分。例如,可以人为地除去培养液中的某种元素,进行缺素培养,以观察该元素对植物代谢过程以至生长发育的影响。倘若生长发育不正常,但在补充该元素后很快恢复正常,即可断定该元素是植物所必需的。在进行溶液培养时,必须保证所用器皿、药品和水的纯净,同时要注意培养液的通气、渗透势及 pH 的变化,还要定时更换培养液。常见的培养液有克诺普(Knop)培养液、荷格兰特(Hoagland)培养液和伊士宾诺(Espino)培养液等(表 3-3)。

表 3-3 几种常见的培养液配方

药品名称	克诺普培养液 /g·L^{-1}	荷格兰特培养液 /g·L^{-1}	伊士宾诺培养液 /g·L^{-1}
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	0.80	0.49	0.089
KNO_3	0.20	1.02	…
KH_2PO_4	0.20	…	0.034
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.20	0.49	0.250
$NH_4H_2PO_4$	…	0.23	…
$FePO_4$	微量	…	…
$(NH_4)_2SO_4$	…	…	0.049
$FeCl_3$	…	…	微量

注:

1. 使用的药品为分析纯时,需向每升溶液中加入微量元素混合液 1 ml。微量元素混合液配方如下:

1 L 水中加入 NH_4BO_3 0.6 g, $MnCl_2 \cdot H_2O$ 0.4g, $ZnSO_4$ 0.05 g, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 0.05 g, $H_2MoO_4 \cdot 4H_2O$ 0.02 g。

2. 在培养液中,由于铁容易发生沉淀,现在常采用有机酸铁,如酒石酸铁、柠檬酸铁等,这是因为溶液中铁离子可与这些有机酸形成稳定的络合物,不易沉淀。也可采用螯合剂的方法,例如加乙二胺四乙酸,它能与金属铁离子形成螯合物,防止铁沉淀。

3. 培养液的 pH 一般在 4.6 ~ 6 之间,渗透势在 40530 ~ 101325 Pa 之间。

砂基培养法和溶液培养法相似，所不同的只是把植物培养在砂基上。砂基一般用石英砂，也常用蛭石、珍珠岩等中性物质代替，然后加入各种培养液培养植物。砂基培养通气状况较溶液培养好，且为根系生长提供了固体生根介质，故砂基培养比溶液培养更接近土壤状况。但溶液培养能很方便地改变营养物质和严格地控制pH，实验期间还可以对根进行直接观察，对分析微量缺素症更为有效。所以两者各有利弊，应根据实验目的的不同，选择利用。

为鉴定某种元素是否为植物所必需，人们多年来一直采用3条标准来考察：① 该元素对于植物正常的生长和发育是不可缺少的，若缺乏，则植物不能完成生活史；② 植物对该元素的需要是专一的，它不能被其他元素所代替。如缺乏该元素则会使植物表现专一的病症，而一旦加入该元素时病症又会消失；③ 该元素对于植物营养上的需要是直接的效果，而不是由于它改善了土壤或培养基的物理、化学性状与促进有益微生物的活动所产生的间接作用。

通过大量实验，人们早就发现植物必需的矿质元素有7种，即钾、钙、镁、铁、硫、磷、氮，若加上植物生长所必需的二氧化碳和水中的碳、氢、氧3种元素，则植物生长所必需的元素共有10种。直到20世纪30年代，一直认为这10种元素就是植物生长所必需的全部元素。但后来，随着科学技术的进展，特别是试剂的纯净，又确认了锰、硼、锌、铜、钼、氯6种元素，也为植物生长所必需（表3-4）。从表3-4亦可看出，这16种必需元素的需要量相差很大。如果以质量计，需要量最大的是碳、氢、氧，而最小的是钼，两者相差几百万倍。含量最高的碳、氢、氧占整个植物体

表3-4　16种必需元素及其在植物体内的浓度

元　素	化学符号	植物利用形式	在干组织中的质量分数		与钼相比较的相对原子数
			/10^{-6}	/%	
钼	Mo	MoO_4^{2-}	0.1	0.000001	1
铜	Cu	Cu^+　Cu^{2+}	6	0.0006	100
锌	Zn	Zn^{2+}	20	0.0020	300
锰	Mn	Mn^{2+}	50	0.0050	1000
铁	Fe	Fe^{2+}　Fe^{3+}	100	0.010	2000
硼	B	BO_3^{3-}　BO_7^{2-}	20	0.0020	2000
氯	Cl	Cl^-	100	0.010	3000
硫	S	SO_4^{2-}	1000	0.1	30000
磷	P	$H_2PO_4^-$ HPO_4^{2-}	2000	0.2	60000
镁	Mg	Mg^{2+}	2000	0.2	60000
钙	Ca	Ca^{2+}	5000	0.5	125000
钾	K	K^+	1000	1.0	250000
氮	N	NO_3^-　NH_4^+	15000	1.5	1 000000
氧	O	O_2　H_2O	450000	45	30000000
碳	C	CO_2	450000	45	35000000
氢	H	H_2O	60000	6	60000000

注　硫已被确定为必要元素。

干重的96%，如果再加上氮、钾、钙、镁、磷、硫，这9种元素就占了整个植物体干重的99.5%，而其余的元素仅占极少的分量，因此人们常把这9种元素含量占植物干物质质量的0.1%以上的元素称为大量元素或常量元素。而植物对其他7种元素（氯、硼、铁、锰、锌、铜、钼）需要量少，元素含量占植物干物质质量的0.01%以下，称为微量元素，其数量过多时，反对植物有害。需要特别注意的是，大量元素和微量元素只是相对而言，只不过是数量的不同，并没有本质的差别，它们都是必需元素。

植物体内发现的元素有70多种，被确认为必需元素的只有16种。那么，其他元素是否可以说不必需呢？这个结论过于武断。因为有些元素，如钠对蓝藻和某些盐生植物是必需的，硅对硅藻和水稻是必需的，钴是豆科植物共生固氮时所必需的。还有人对9个科32种植物进行了研究，发现凡属C_4光合类型的植物，都需要钠；而凡属C_3光合类型的植物，都不出现缺钠症状。进行景天科植物酸代谢的植物洋吊钟，在短日照下需要钠。由此可见，钠对部分植物是必需的，而且和植物的代谢途径有关。因此，已有人们把这些元素列为有利元素甚至已是必需元素。看来各种植物的系统发育和所处环境不同，代谢类型不同，对营养元素的反应也当然会不同。由于许多元素可能是在超微量水平上对植物发生作用，又可能具有很大的相对性。所以有理由推测，随着超微量的分析技术和去污技术的发展，阐明更多的元素与植物之间的关系是必然的。

（二）必需元素的生理作用及其缺素症

必需元素在植物体内的生理作用，可概括为两大类：一类是细胞结构物质的组成成分，如碳、氢、氧、氮、硫、磷等是组成糖类、脂质和蛋白质等有机物质的元素；另一类则是对生命的代谢活动起调节作用，如促进酶的活性，调节细胞的渗透势，影响原生质的胶体状况和膜的电荷平衡等。一般说，非金属离子的作用属于第一类，而金属阳离子的作用常常属于第二类。但这种区别常常只是相对的，例如镁，一方面是叶绿素的构成元素，其作用当属于第一类；另一方面它又是许多酶的活化剂，其作用又应属于第二类。磷也是如此。

下面分述必需元素的生理作用及其缺乏病症，可供农业上合理施肥时参考，是合理施肥的依据之一。

1. 大量元素

（1）氮　植物的吸收的氮素主要是铵态氮（NH_4^+）、硝态氮（NO_3^-），也吸收一些小分子含氮有机物如尿素、氨基酸等。

氮在植物体内的含量虽然只占干重的1%～3%，但氮在植物生活中占有十分重要的地位。氮是构成蛋白质的主要成分（蛋白质中的含氮量约为16%～18%），而细胞质、细胞核和酶的构成都离不开蛋白质。除了蛋白质以外，作为遗传物质的核酸以及构成生物膜的磷脂也都含有氮。同时氮又是几种具有重要生理功能的物质的成分，例如参与光合作用的叶绿素，参与生长发育调控的植物激素——吲哚乙酸、细胞分裂素等，都含有氮元素。由此可见，氮是构成生命的物质基础。由于氮在植物生命活动中占有首要地位，故可称氮为生命元素。

当植物体内氮素不足时，蛋白质等含氮物质的合成明显减少，细胞的分裂和伸长受到限制，叶绿素含量亦明显降低，并导致植株矮小瘦弱，叶小色淡，其老叶易变黄干枯。老叶首先表现缺氮症状的原因是，氮素在植物体内可以移动并可被再次利用，当缺乏氮素时，幼叶可以向老叶吸收氮素。有些作物如油菜、棉花，缺氮时会使糖类及花色素逐渐累积，导致植株呈现红紫色。由于营养生长差，缺氮植物花少，籽粒不饱满，产量十分低。

但植物体内的氮素也不能过量。例如小麦，当氮肥供应过量时，大量的糖类用于合成蛋白质、叶绿素等，这就使得构成细胞壁的纤维素、果胶等大量减少，于是细胞个大而壁薄，易受病虫侵害，同时茎部机械组织不发达，易倒伏。当然，叶菜类作物可以多施氮肥，茎、叶鲜嫩多汁，食之可口。

（2）磷　磷通常以 1 价或 2 价的磷酸根离子（$H_2PO_4^-$ 和 HPO_4^{2-}）的形式被植物吸收。这种氧化态形式的磷被吸收后，就直接与其他有机物结合，形成磷脂、核酸、辅酶和 ATP 等。

磷脂是构成生物膜的物质基础，核酸是细胞核和细胞质的主要成分。辅酶又参与许多重要的代谢过程，例如烟酰胺腺嘌呤二核苷酸（NAD）、烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸（NADP）和黄素腺嘌呤二核苷酸（FAD）、黄素单核苷酸（FMN）都是氢传递体，辅酶 A 能促进乙酰基的转移等等。此外，磷是腺苷三磷酸（ATP）的必要成分，而 ATP 是植物体内极为重要的能量转移物质，常称“能量货币”。多种酶的活性也受磷酸化与脱磷酸化的调节，肌醇磷酸酯还作为植物细胞信息的传递者。因此磷对于光合作用、呼吸作用、脂肪代谢、氮代谢等生命过程都是不可缺少的。由此可见，磷也称得上是一个生命元素。

磷在糖类代谢中起着重要作用。光合作用中糖类物质的合成、呼吸作用中糖类物质的分解及糖类物质的运输都需要磷。某些植物（如油菜）呈现红色或紫色，就是因为缺磷造成了糖运输受阻，叶片中积累了大量糖分，从而有利于花青素的形成。

磷与氮素营养有密切关系。当植株缺磷时，蛋白质合成受阻，新的细胞质和细胞核形成较少，影响细胞分裂，植株幼芽和根部生长缓慢，叶小，分枝或分蘖减少，植株明显矮小，但叶色暗绿，这是叶片生长缓慢，叶绿素含量相对提高所致。

磷对细胞分裂和分生组织的增长是不可缺少的。因此，在生长旺盛的叶、根的分生组织中，含磷量要比停止分裂的组织中多数百至数千倍。正因为如此，植物在发育的早期，对磷的缺乏，响应更加明显。缺磷还会造成开花结果少，开花期和成熟期都延迟。同时，磷对种子的形成和饱满、对油料种子中的脂肪和豆科种子中的蛋白质含量的提高等起促进作用。因此在植物发育的晚期，增施适量磷肥也十分重要。

磷和氮一样，在植物内可以被再利用，幼嫩组织和结实器官能自衰老的组织或器官取得磷，因此缺磷的病症也首先表现在老叶。

（3）硫　硫以硫酸根（SO_4^{2-}）的形式被植物吸收，进入植物体后大部分被还原成巯基（—SH），进而参与组成半胱氨酸，从半胱氨酸可以形成胱氨酸和蛋氨酸等

氨基酸。由于几乎所有的蛋白质都有含 S 的氨基酸,所以硫也是原生质的构成成分。同时硫也是代谢活动的参与者,它可通过半胱氨酸与胱氨酸系统可逆的变化,调节植物细胞的氧化还原过程;还可以通过半胱氨酸组成的谷胱甘肽,作为递氢体参与调节呼吸作用。此外,巯基还是组成辅酶 A 的重要官能基,辅酶 A 参与氨基酸、脂肪和糖类的合成和进一步的转化。

植物缺硫时,含硫氨基酸合成减少,蛋白质含量降低,叶绿素的形成也受到相应的影响,缺硫植株的叶片呈黄绿色。细胞分裂受阻,植株较矮小。

植物体中硫的移动性不大,很少从老组织向幼嫩组织转移,故缺 S 症状首先在幼叶出现。由于土壤中一般含硫较多,故作物中硫的缺乏症并不常见。

氮、磷和硫 3 种元素的特点是:它们既都是植物生命基础物质(蛋白质、核酸)的不可缺少的构成元素,又都是植物生命活动中催化、调节系统的某些物质的重要组成元素。目前还未发现其他元素能与之相比。

(4) 钾 钾以钾离子(K^+)形式被植物吸收。钾与氮、磷、硫不同,它在植物体内并不参与有机物的组成。它的绝大部分是以离子状态存在于体内,只有少部分在原生质中处于吸附状态。

钾是代谢过程中很多重要的酶的活化剂。例如在糖酵解中的丙酮酸激酶,必须与 K^+ 有某种形式的结合,才能获得一种特殊的起催化作用的结构,从而影响呼吸速率。又如在光合作用中,催化 CO_2 固定的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶的合成也受到 K^+ 的促进。同时,对某些植物光合磷酸化与淀粉合成中的酶,钾亦有活化作用。至今已知钾能活化的酶有 40 种之多。

钾对气孔开张有主导作用。保卫细胞中 K^+ 浓度升高时,气孔开张;而当 K^+ 含量下降时,则气孔关闭。钾对气孔启闭的这种调节作用,其他离子如钠离子并不能代替,K^+ 对气孔启闭是必需的。

钾对糖类物质的合成、转化,以及向贮藏器官的运转,都是必需的。当钾充足时,蔗糖、淀粉、纤维素和木质素的含量较高,而葡萄糖累积较少;相反,当缺钾时,蔗糖和淀粉合成缓慢,单糖大量积累。因此,对于像马铃薯、甘薯、小麦等以收获淀粉为目的的作物,必须多施钾肥。

钾与蛋白质代谢也关系密切。钾能促进蛋白质的合成,凡是 K^+ 含量高的部位,如生长点、形成层,蛋白质含量亦十分丰富。当植物缺钾时,体内蛋白质合成速率降低,而可溶性氨基酸含量则增高。

钾还能增加原生质的水合程度,降低黏性,增强细胞的保水能力,维持细胞的一定膨胀度。

在所有的营养元素中,钾的再分配或再利用强度,和氮同居首位。正常情况下,钾往往累积在老器官中。一旦缺钾,老组织中的钾就被迅速调运到新组织中,因此,当植株缺钾时,病症首先表现在下部老叶。

缺钾时,叶片呈现赤褐色斑点,继之在叶缘和叶尖发生焦枯坏死,叶片由于各部位生长不均,卷曲皱缩。茎的节间缩短,茎秆柔弱易倒伏。植株抗旱性、抗寒性差。

钾是土壤中第三位容易缺乏的元素，是肥料的三要素之一。

（5）钙　钙以钙离子（Ca^{2+}）形式被植物吸收。植物体内的钙有的呈离子形态，有的呈盐形式，也有的与有机物结合。

钙和果胶酸结合形成果胶酸钙，它是细胞壁中胶层形成不可缺少的组成成分。缺钙时，细胞壁形成受阻，影响细胞分裂，或者细胞分裂不完全，不能形成新细胞壁，出现多核细胞。钙与蛋白质结合形成钙调素，将作为细胞的第二信使，参与许多酶活性的调节、如细胞的分裂与分化、细胞的运动等等。钙还和膜上类脂物质结合，可增加膜结构的稳定性，并对膜的电位、通透性及阴离子吸收有影响。

钙是不易转移的元素。缺钙时，茎尖、根尖及幼叶首先呈现病症。

（6）镁　镁以镁离子（Mg^{2+}）形式被植物吸收，在植物体内一部分以离子状态存在，一部分是叶绿素的成分。

镁是许多酶的活化剂，由镁所活化的酶不下几十种。例如光合作用中的核酮糖二磷酸羧化酶，糖酵解中的磷酸己糖激酶、磷酸甘油酸激酶、丙酮酸激酶等。

镁能促进核糖体亚单位之间的结合，从而保持核糖体结构的稳定，保证蛋白质的合成。

植物缺镁时，叶绿素的形成受到阻碍，光合作用功能也受到影响。它首先表现的症状是叶片失绿。对于叶片为平行脉的植物，失绿是条纹状（脉间失绿）；对于网状脉植物多是斑点状。镁和钾、磷一样，多集中于植物幼嫩器官和组织中。缺镁时，对幼嫩组织的发育和种子的成熟影响很大。

2. 微量元素

虽然植物体内所有微量元素的总量，对一般植物来说，也只占干重的 0.5% 以下，但是它们对植物生活的重要性绝不是 0.5% 可以衡量的。微量元素成员很多，含量甚微，实验技术上有很大困难，虽然发现存在于植物体的微量元素有几十种，但真正确认为所有植物所必需的只有铁、锰、锌、铜、钼、硼、氯等 7 种。至于钴、钠、硅、碘等则被认为是部分植物所必需的。但在某些情况下，也会出现缺少微量元素的情况，如施用石灰过多的土壤中缺锌，酸性土壤中易缺硼，碱性土壤中易缺锰。

（1）铁　铁主要以 2 价铁（Fe^{2+}）的形式被植物所吸收，在植物体内多以不活动的高分子化合物的形态存在，例如铁卟啉、铁氧还蛋白等。

铁的主要生理功能是作为一些酶及电子传递体的组成成分，如铁是过氧化物酶、过氧化氢酶、细胞色素氧化酶的成分之一，铁是铁氧还蛋白的组成成分等，因此，铁与呼吸、光合作用等重要生命活动密切相关。

铁对叶绿体结构的形成是必需的。发现缺铁时，叶绿体的片层结构减少，因此叶绿素形成必需铁。植物缺铁时，幼叶的叶脉间首先失绿，表现‘黄叶病”，严重缺铁时，幼叶几乎呈白色。在碱性条件下，铁常呈难溶状态，不易被植物所利用，所以在北方的碱性土壤中，植物往往缺铁。

（2）锰　锰与光合作用关系密切。实验发现，缺锰会引起叶绿体膜结构的破坏，因此锰对维持叶绿体结构的稳定是必需的。锰还参与光合作用中水的光解过程，所以与氧的释放有关。缺锰时，光合放氧将受到抑制。

锰还是许多种酶的活化剂。如糖酵解过程中的己糖磷酸激酶、三羧酸循环中的异柠檬酸酶等都可以被锰活化,所以锰能提高呼吸速率。锰还是硝酸还原酶的活化剂 ,与氮代谢有关。但锰对酶的活化作用常常可被 Mg^{2+} 所取代。

缺锰症状和缺铁的有些类似,但缺锰的叶在黄化区域内杂有斑点。

(3) 锌 锌与生长素形成有密切关系,缺锌时生长素含量下降,植株生长受阻。有些果树叶片显著变小,枝条顶端节间明显缩短,小叶丛生,就是典型的缺锌症状。禾谷类作物缺锌会出现‘ 白苗症 ”。

锌是碳酸酐酶的组成之一,碳酸酐酶能催化二氧化碳的水合作用,从而促进二氧化碳向叶绿体的扩散,这对光合作用是有利的。

锌还可能通过 RNA 代谢影响蛋白质生成。锌也是己糖激酶、醛缩酶和多种脱氢酶的活化剂。

(4) 铜 铜的主要作用是作为许多种氧化酶的构成成分,如抗坏血酸氧化酶、多酚氧化酶。故铜与呼吸作用的调节有关。

铜还是光合链中电子传递体——质体蓝素的组成成分,铜与叶绿素的前身——卟啉的合成也有关。所以铜缺乏时光合作用将下降。

(5) 钼 钼是已知的所有植物必需元素中需要量最少的一种。钼是硝酸还原酶和固氮酶的组成成分,对氮的固定和硝酸盐的同化是必不可少的。钼在硝酸还原、固氮中的作用是其他元素不可代替。

钼与抗坏血酸代谢、磷代谢也有密切关系。

(6) 硼 硼在植物体内的重要生理功能是参与糖的转运和代谢,用 ^{14}C 标记的蔗糖试验证明硼可以促进糖在植物体内的运输,缺硼时糖的运输则受到抑制。一般认为,硼能与糖类结合形成络合物,由于络合物大多带有负电荷,它们通过细胞膜要比中性糖分子快,故硼能促进糖的运输。硼还能促进蔗糖的合成,蔗糖是体内同化物最主要的运输形式,故缺硼时,同化物运输到植物其他部分都要受到影响。

硼对植物生殖过程有影响。硼能促进花粉的萌发和花粉管伸长。缺硼时,花药和花丝萎缩,绒毡层组织破坏,花粉发育不良,故往往不能开花或‘ 花而不实 ”,严重影响结实率。

(7) 氯 大部分氯在植物体内仍以离子形式维持着体内的各种生理平衡。此外,氯还参与水光解反应,促进氧的释放。

缺氯时,植株生长缓慢,叶萎蔫易坏死,根尖生长受阻,表明氯仍有目前尚未了解的其他生理作用。

从上述讨论可知,每一种元素在植物生命活动中,均有其特殊的生理作用,它们不能被其他元素所代替。如钙和镁的物理、化学性质很相似,但它们不能相互代替。不过,这种不可代替性是相对的,如锰可以部分代替铁,而镁的存在又可以减轻缺锰的症状。还需要注意的是,微量元素也是植物必需的,但绝不能多多益善。微量元素的量超过一定的限度,那就不仅无益,反而有害。如微量硼能促进开花结实,促进生长旺盛,若吸收过量,植株就会生长缓慢,酷似‘ 侏儒 ”,甚至中毒死亡。

缺少任何一种必需的矿质元素都会引起特有的生理症状。根据病症出现的时间和程度，确定施肥的种类、数量和时间对农业生产具有指导意义。上述的作物缺素症，一般均指人工缺素培养时的典型表现，但在自然的条件下，诊断作物缺素症要困难得多。这是因为：① 症状表现程度未必像缺素培养那么典型；② 几种元素可能同时缺乏，病症是综合的；③ 元素间的相互作用是复杂的，如虽然土壤中有适量的锌存在，但大量使用磷肥时，由于形成了不溶的磷酸锌，不能被植物所吸收，故仍呈现缺锌症状；④ 同一元素的缺乏症在不同的植物中表现各异；⑤ 气温、光照、土壤性质、病虫害等的影响会造成症状的变化等。

因此，对于缺素症的诊断，要以作物组织及土壤元素含量的化学分析为依据，并结合缺素培养中的病症表现，以及依据病症初步诊断而在大田中补充元素后的症状变化来确定。虽然目前有人已利用统计方法，计算出了叶片营养元素含量和作物产量之间的各种参数，并推算出了作物对各种必需元素的需求程度和需求顺序，但在实际应用上仍有困难。目前看来，只有充分调查、深入分析、具体试验并综合考虑，才能得到一个较为正确的结论。

现将作物矿质元素缺乏症的生理病症列为检索表，以供参考。

作物营养元素缺乏症检索表

病　　症　　缺乏元素

A. 病症在老叶
　B. 病症常遍及整株，基部叶片干焦
　　C. 植株浅绿，基部叶片发黄，干燥时呈褐色，茎短而细 …… 氮
　　C. 植株深绿，常呈红或紫色，基部叶片发黄，干燥时暗绿，茎短而细 …… 磷
　B. 病症常限于局部，基部叶片不干焦但杂色或缺绿，叶缘杯状卷起或皱缩
　　C. 叶杂色或缺绿，有时呈红色，有坏死斑点，茎细 …… 镁
　　C. 叶杂色或缺绿，有坏死的大斑点或小斑点
　　D. 坏死斑点小，常在叶脉间，叶缘最显著，茎细 …… 钾
　　D. 坏死斑点大，普遍出现在叶脉间，最后出现于叶脉，叶厚，茎的节间短 …… 锌

A. 病症在嫩叶
　B. 顶芽死亡，嫩叶变形和坏死
　　C. 嫩叶初呈钩状，后从叶尖和叶缘向内死亡 …… 钙
　　C. 嫩叶基部浅绿色，从叶基起枯死，叶卷曲 …… 硼
　B. 顶芽存活但缺绿或萎蔫
　　C. 嫩叶萎蔫，常有斑点或缺绿发黄，茎尖柔弱 …… 铜
　　C. 嫩叶不萎蔫，具有缺绿症
　　D. 坏死斑点小且散布全叶、叶脉仍绿 …… 锰

D. 无坏死斑点

E. 叶脉仍绿 …… 铁

E. 叶脉失绿 …… 硫

（张崇浩 北京师范大学生命科学学院 教授）

二、植物体对矿质元素的吸收

植物对矿质元素的吸收是在细胞吸收矿质元素的基础上进行的。对于高等植物而言，从整体水平上认识它们对矿质元素的吸收，首要的问题是要了解根系如何从土壤中吸收矿质元素。

（一）根吸收矿质元素的部位

根部吸收矿质元素的部位和吸收水分一样，主要在根尖。根尖的哪个部位为吸收矿质元素最活跃的部位？如图 3－7 所示，起初认为是分生区，但后来发现分生区累积着大量离子，是因为该部位无输导组织所致。根毛区虽然累积的离子并不多，但因为该部位已分化完全，所吸收的离子大多被转移，所以根毛区仍是根尖吸收离子的主要部位。

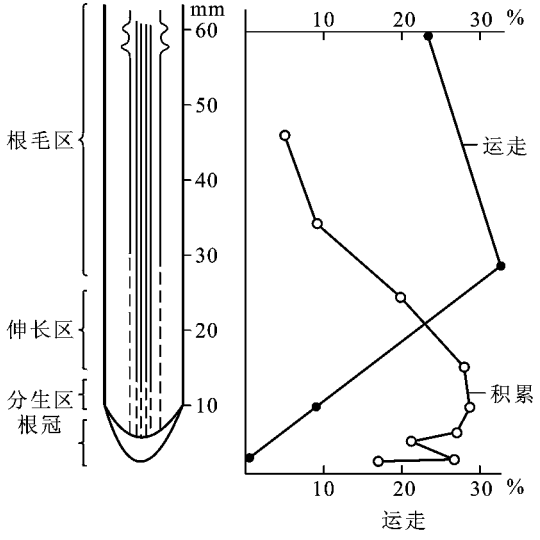


图 3－7 大麦根端简图，显示根结构和吸收离子部位之间的关系（自 Sutcliffe）

（二）根部吸收矿质元素的过程

土壤中的离子，主要以两种形式存在，一种是呈离子状态存在于土壤溶液中，另一种是吸附于土壤胶粒的表面。这两种形式之间，经常互相交换，处于动态平衡。它们都能被植物所吸收。

离子被根吸收并运转到中柱，有两条途径。一条途径是通过表皮细胞的质膜，进入共质体，经过共质体的运转到中柱；另一条途径是首先经过内皮层以外的质外体，然后通过皮层或内皮层的质膜，进入共质体，再运转到中柱。这两条途径同时存在于植物体中，在整个运转中各占多少比例，依赖于植物的生理状态、蒸腾速率和外部溶液中的离子浓度。在这两条途径中，有 3 个步骤需要讨论。

1. 离子进入自由空间

为说明自由空间，先介绍图 3－8 的实验。将离体的玉米根浸入含有放射性铷的氯化铷（$^{86}RbCl$）溶液中，开始根系吸收铷离子的速率非常快，但随后速率就转为缓慢了。如果在吸收进行 1 h 之际，再将根浸入纯水中（图中箭头 1），会发现相当多的 ^{86}Rb 会又从根中出来，而进到纯水中，这部分铷被称为可被水提取的部分。如果随后再将根放入 KCl 溶液中（图中箭头 2），又会有一部分铷可与溶液中的 K^+ 发生交换，从根中出来，进入溶液中，这部分铷被称为可交换的部分。

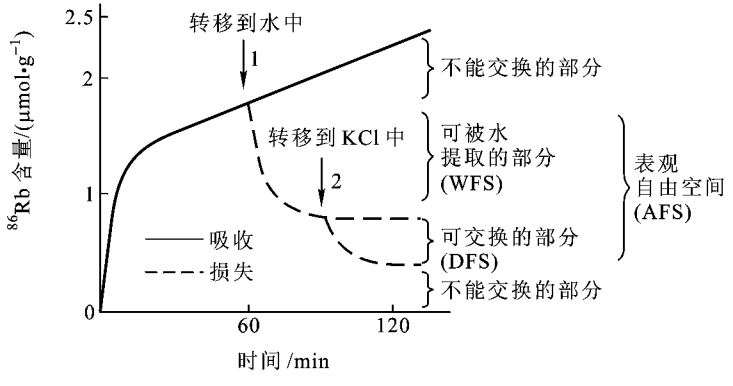


图 3－8　离体玉米根吸收 ^{86}Rb 的时间进程（自曹宗巽等）

这些现象的发生，是由于可被水提取的离子存在于细胞间隙和细胞壁的微纤丝之间的水相中，离子在这样的水相中可以自由扩散，所以当将根浸入纯水中，必会有 Rb 离子扩散出来。相应地，这部分离子在根系所占据的空间，称为水自由空间（WFS）。在细胞壁中还有许多带负电荷的果胶质，它们具有吸引阳离子的能力，所以当将根再浸入 KCl 溶液中，也必会有部分阳离子（Rb^+）通过离子交换而被 K^+ 代换出来。相应地，这部分可交换的离子在根系所占据的空间称道南自由空间（DFS）。水自由空间和道南自由空间合称为表观自由空间（AFS）。

离子从土壤进入根细胞内部，首先就是进入水自由空间和道南自由空间。

被吸附在土壤胶粒表面的离子，一般通过两种方式进入根部自由空间。一是根呼吸产生的 CO_2 和 H_2O 生成的碳酸，离解为 H^+ 和 HCO_3^-，以土壤溶液为介质，用 H^+ 与土粒表面的阳离子（如 K^+）进行离子交换，交换后的阳离子吸附在根上并进入自由空间（图 3－9）；二是当根部与土壤胶粒的距离小于离子振动的空间时，离子可进行直接的接触交换而进入自由空间（图 3－10）。这两种方式的离子交换过

程是物理化学过程,不需要代谢提供能量。温度、缺氧或代谢抑制剂对其影响都很小。

2. 离子进入共质体

自由空间中的离子通过主动吸收、被动吸收等过程进入到细胞内部。由于各个细胞通过胞间连丝而将所有细胞的细胞质连接在一起,组成了共质体,所以离子将通过这个连续体而连续地在细胞间移动。这一过程中,无需一次次地通过质膜,阻抗小,因而可较长距离地运输。一般认为,共质体中的离子是通过细胞质的水相进行扩散运动的。另外,原生质环流也会促进离子的运转。

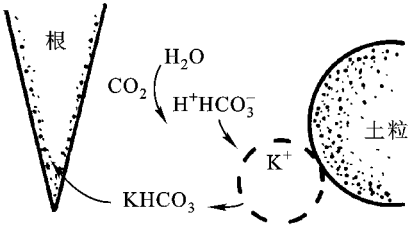


图 3-9 植物根部通过土壤溶液和土粒进行离子交换(自潘瑞炽等)

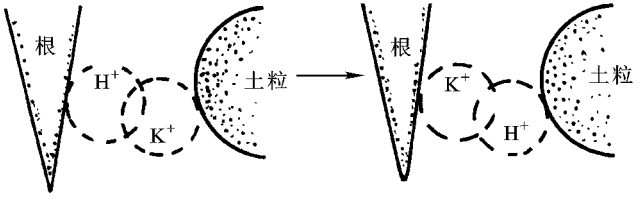


图 3-10 接触交换(自潘瑞炽等)

离子进入共质体及在共质体内的运转过程,受低温、缺氧及抑制剂的阻碍,受生理活动的影响。

离子在共质体中运转时,有一些离子会穿过液泡膜并积累在皮层和中柱细胞的液泡内,其中的一些离子以后又可能再度被释放到共质体中,并最后进入中柱。因此液泡亦可作为离子的贮库。

3. 离子释放到导管

离子到达木质部薄壁细胞后,曾经认为中柱内氧分压低,离子将被动地‘ 漏出 ’到导管。但后来研究发现,表皮处和中柱鞘处的氧分压差别并不是太大,并且当用抑制蛋白质合成的抑制剂处理时,发现第 45 min 时就可抑制离子从木质薄壁细胞进入导管,而在第 120 min 以后,才对离子由外界进入表皮有明显的抑制作用。因此认为,离子由外界进入表皮的过程和离子进入导管的过程是由两种不同的蛋白质载体主动转运进去的,是两个独立的过程。人们进而推论离子由外界进入表皮有一个离子泵,离子从薄壁细胞进入导管又通过另一个离子泵。

根部所吸收的离子,有的在根部就被同化,参与新陈代谢 ;有的仍以游离状态起着多种调节作用 ;而大多数离子则在导管内随蒸腾流运往地上部分,在各个组织和器官中发挥作用。

三、植物吸收矿质元素的特点

植物对矿质元素的吸收是一个复杂的生理过程。植物根系对土壤溶液中矿质元素的吸收应注意以下几个特点。

（一）对矿质元素和水分的相对吸收

由于植物主要是吸收溶解于水中的矿质元素，所以人们曾经简单地认为植物对矿质元素和水分的吸收存在正相关。但大量实验表明，它们各有其自身的规律，是两个既有联系，又相对独立的过程。

一般来说，蒸腾流可作为矿质元素传送的一种载体。当水分随蒸腾流上升时，可把矿质元素带到茎叶中，使根部木质部中的盐浓度降低，这就促进了无机盐进入根系。而盐分的吸收又可引起细胞渗透势的降低，这又促进了细胞对水分的吸收。所以它们是有联系的。

但是盐分的吸收是以消耗代谢能量的主动吸收为主，需要载体运输，有饱和效应，所以吸收矿质元素又表现有相对的独立性。例如把种植在培养液中的黄瓜从光下转移到黑暗中，水分的吸收降低了，但同一时间内钾离子的吸收反而增加。又如菜豆吸收水量增多 1 倍时，硝酸根、钾与钙等离子的吸收量增加 0.1～0.7 倍，不同离子的增加量也不相同。

（二）离子的选择吸收

植物不仅对矿质元素和水分的吸收表现相对独立性，而且对不同离子的吸收也具有选择性。这对保证细胞内物质的相对稳定具有一定意义。

不同植物对离子的选择吸收不一样，例如将番茄和水稻分别培养在相同的培养液中，由图 3－11 可见，它们对氮、磷、钾的吸收都比较多，但番茄吸收钙、镁较多，而吸收硅较少，相反，水稻吸收硅较多，而吸收镁、钙较少。这可能与不同植物的载体性质与数量多少有关。

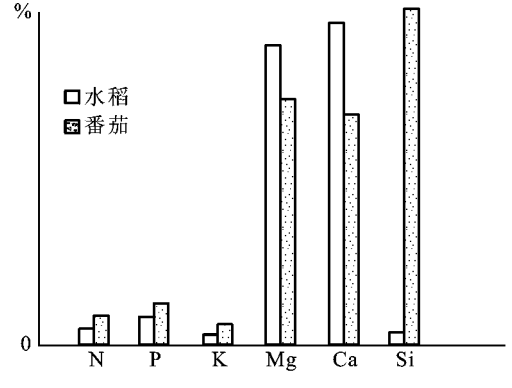


图 3－11　水稻和番茄对不同离子吸收的差异（自潘瑞炽等）

本图表示试验结束时，培养液中各种离子浓度占开始试验时的浓度的百分比

植物对于同一种盐类中的阳离子、阴离子也是选择性地吸收。例如把植物培养在含铵态氮如$(NH_4)_2SO_4$的营养液中时，植物对NH_4^+的吸收远远大于对SO_4^{2-}的吸收。由于在吸收NH_4^+时，根细胞必定有相同电荷的H^+与之交换，所以溶液中的H^+增加，pH降低。故在植物生理学上可把$(NH_4)_2SO_4$称为生理酸性盐。但是把植物培养在含硝态氮如$NaNO_3$的营养液中时，植物对NO_3^-的吸收要比对Na^+的吸收多，而吸收的NO_3^-要和根系的HCO_3^-交换，因此溶液中HCO_3^-浓度提高，并形成了$NaHCO_3$（弱酸强碱盐），从而使溶液呈碱性。故在植物生理学上把$NaNO_3$称为生理碱性盐。

在一般情况下，由于土壤溶液里含有多种弱酸和盐类，也可能含有两性化合物如蛋白质、氨基酸等，所以具有强大的缓冲能力，生理酸性和生理碱性都不易表现。但在栽培实践中，仍要切忌长期单独使用某一生理酸性盐或生理碱性盐，以防止土壤酸化或碱化。在用水培法培养植物时，要特别注意营养液pH的变化。

（三）单盐毒害和离子颉颃

将植物培养在单盐溶液中时，即使是植物必需的营养元素，即使其溶液浓度很低，植物生长也会引起异常状态并最终死亡，这种现象称为单盐毒害。例如把海藻放在与海水的NaCl浓度一样的（甚至还低得多的）纯NaCl溶液中时，海藻就会积累Na^+，并表现为根停止生长，生长区的细胞壁黏液化，细胞破坏，最后变成一团没有结构的黏液。K^+，Ca^{2+}和Mg^{2+}等任何一种金属离子的溶液都会发生这种毒害作用。产生单盐毒害的原因，有人认为是影响了原生质及质膜的胶体性质。

在发生单盐毒害的溶液中，如加入少量不同价的金属离子，这种毒害作用就会大大减轻甚至是消除，离子间的这种作用称离子颉颃作用（ion antagonism）。由图3－12可见，用$CaCl_2$或NaCl的溶液培养小麦，均可引起单盐毒害，而用两者的混合液培养，则会产生颉颃作用，根系生长趋于正常，若再增加KCl，则根系生长更好。

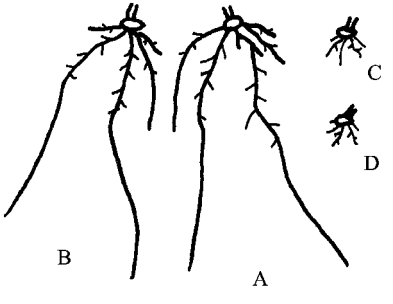


图3－12 小麦根在单盐溶液和盐类混合液中的生长状况（自潘瑞炽等）

A. $NaCl + KCl + CaCl_2$　B. $NaCl + CaCl_2$

C. $CaCl_2$　D. NaCl

根据各种盐类之间的关系和对植物的影响，可以选择几种必要的矿质元素，按一定浓度与比例配制成混合溶液，使植物生长良好。这种对植物生长有良好作用而无毒害的溶液，称为平衡溶液（balanced solution）。前面介绍的几种人工培养液都是平衡溶液。对海藻来说，海水就是平衡溶液，对陆生植物来说，土壤溶液一般来说也是平衡溶液。

四、矿质元素在植物体内的同化

植物从外界环境中所吸收的多种离子，有的就以游离态形式调节植物的生命活动，如钾，但有的则要在体内经过一系列转变而同化成体内复杂的有机物，如氮、硫、磷等。氮的同化、硫的同化和磷的同化等在植物的生长发育中，都占有重要的地位，本节只讨论植物的氮素同化。

虽然空气中的氮素含量可高达78%左右，但只有某些微生物如根瘤菌能吸收和固定空气中的游离态氮，高等植物并不能利用游离态氮。倘若通过基因工程使植物具备使 N_2 还原成 NH_3 的酶体系，那肯定是人类的福音。

植物主要利用土壤中的含氮化合物，一共有3大类。一类是有机含氮化合物，主要来自动物、植物和微生物躯体的腐烂分解，但其中大都是不易或不能为植物所利用的，只有尿素、氨基酸可被植物直接吸收。另两类为铵盐和硝酸盐，其中铵盐被植物吸收后，可以直接合成氨基酸。但在通气良好的土壤中，土温在7～10℃以上时，由于土壤中硝化细菌的活动，铵盐将氧化成硝酸盐，并且这个过程的速率是很快的。因此在这样的土壤中，无机氮素主要是以硝酸盐的形式存在。

多数植物主要以硝酸盐作为氮源。但硝酸盐中的氮呈高度氧化态，它的氮原子为+5价，而植物体内的含氮化合物均是氮为还原态的有机含氮化合物，如氨基酸中的氮为−3价，因此植物要利用 NO_3^- 合成氨基酸，首先必须进行还原。硝酸盐还原为氨，一般认为分为两个阶段：首先是硝酸盐在硝酸还原酶催化下还原为亚硝酸盐，然后是亚硝酸盐在亚硝酸盐还原酶催化下还原为氨。

（一）硝酸盐的还原

硝酸盐的还原可在根内进行，也可在叶片内进行。从现有资料看，硝酸盐的还原部位因植物而异，但主要是在叶片内进行，如小麦、玉米有2/3的硝酸盐是在叶片内被还原。同一植物，硝酸盐的还原也与硝酸盐的含量有关，如豌豆，在叶内及根内硝酸盐还原的比值随硝酸盐含量的增加而明显升高。

硝酸盐还原成亚硝酸盐是在硝酸还原酶（NR）的催化下完成的。硝酸还原酶的组成相当复杂，被认为是一种含钼的黄素蛋白——黄素钼蛋白，存在于细胞质中，相对分子质量约为 $5\times10^5\sim6\times10^5$ 之间，该酶的辅基是黄素腺嘌呤二核苷酸（FAD）。硝酸盐还原时所用的电子供体（即还原剂）是还原型辅酶Ⅰ（烟酰胺腺嘌呤二核苷酸，简称NADH），是由糖酵解产生的。硝酸还原酶催化的还原过程是：

$$\begin{matrix}NADH\\NAD^+\end{matrix}\rightleftharpoons\begin{matrix}FAD\\FADH_2\end{matrix}\rightleftharpoons\begin{matrix}Mo^{5+}\\Mo^{6+}\end{matrix}\rightleftharpoons\begin{matrix}NO_3^-\\NO_2^-\end{matrix}$$

NADH将电子通过FAD，Mo^{5+} 传给了 NO_3^-，使 NO_3^- 还原成 NO_2^-，+5价的氮得到2个电子，变成+3价。从此过程中，我们也可看到，钼是电子传递的一个成员。植物缺钼时，硝酸还原受阻，即使植物吸收有大量硝态氮，仍表现缺氮症状。

硝酸还原酶所催化的整个酶促反应可写成：

$$NO_3^- + NADH + H^+ \xrightarrow{NR} NO_2^- + NAD^+ + H_2O$$

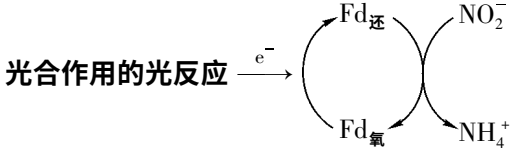
硝酸还原酶是一种诱导酶。所谓诱导酶是指一种植物本来不含有某种酶，但在特定外来物质的影响下，可以生成这种酶。这种现象就是酶的诱导形成，所形成的酶称诱导酶。实验表明：水稻幼苗本无硝酸还原酶，但如果培养在硝酸盐溶液中，水稻体内就会诱导生成硝酸还原酶。这是高等植物底物诱导的少有实例，是植物对环境的一种生理适应。

（二）亚硝酸盐的还原

由硝酸还原生成的亚硝酸盐，在体内的积累会对植物产生毒害。不过，在正常情况下，亚硝酸盐会在亚硝酸还原酶（NiR）的催化下还原成氨。

亚硝酸盐还原的场所既可以在叶片中，也可以在根中。叶中的亚硝酸还原酶存在于叶绿体内，被认为是含铁卟啉的链胞血红素。电子供体是还原型铁氧还蛋白（$Fd_{还}$），它是在光合作用过程中，由氧化型铁氧还蛋白（$Fd_{氧}$）得到电子而形成的。

叶片中亚硝酸还原酶所催化的还原过程是：



可以看出，+3 价的氮得到了 6 个电子，成为−3 价，亚硝酸盐被还原成氨。照光可以加速这一过程的进行，而黑暗条件下亚硝酸盐就会积累。

亚硝酸还原酶所催化的反应可写成：

$$NO_2^- + 6e^- + 8H^+ \xrightarrow{NiR} NH_4^+ + 2H_2O$$

（三）氨的同化

无论是植物从外界环境中吸收的铵盐，还是硝酸盐还原成的氨，在植物体内都不能累积。氨浓度过高会对植物产生毒害，正常情况下，氨必定要进一步同化为体内的有机含氮化合物。

用 ^{15}N 标记的无机氮化物（如 $^{15}NH_3$）进行实验，发现随着呼吸的加强、糖类的消耗，^{15}N 首先迅速地结合到谷氨酸和谷氨酰胺上。那么，它们是怎样形成的呢？

曾经认为是谷氨酸脱氢酶所催化的还原氨基化作用，是氨与 α−酮戊二酸结合，以 NADH 作为氢供给体，还原而成。其反应为：

$$NH_3 + \alpha\text{−酮戊二酸} + NADH + H^+ \longrightarrow \text{谷氨酸} + NAD^+ + H_2O$$

但这一途径仅在微生物中有所发现，在高等植物中尚未得到证实。因为研究发现高等植物中谷氨酸脱氢酶虽然存在，但它与 NH_3 的亲和力很低，反应速率又

很慢，而高浓度的 NH_3 在植物体内是不可能存在的，所以这一途径受到了人们的怀疑。

另一条途径是由谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合成酶分别催化的两步反应共同组成：

$$NH_3 + \text{谷氨酸} + ATP \xrightarrow{Mg^{2+}} \text{谷氨酰胺} + H_2O + ADP + Pi$$

$$\text{谷氨酰胺} + \alpha\text{-酮戊二酸} + NADH + H^+ \longrightarrow 2\ \text{谷氨酸} + NAD^+$$

可以看出，这一途径要消耗能量，其还原剂为 NADH（在光合组织中为 $FAD_{还}$）。虽然表面上看，它与第一条途径迥然不同，但是它们最终的作用物和生成物却是相同的：1 分子谷氨酸来自 1 分子 α-酮戊二酸和 1 分子氨。

上述两条途径中需要的 ATP 和 NADH 都是由呼吸作用所提供的，α-酮戊二酸也是呼吸作用过程中的中间产物。所以，当含氮有机物合成加强时，总是呼吸作用加快，糖类分解。

所生成的谷氨酸，则可通过转氨基作用，将谷氨酸的氨基转移，进而形成多种氨基酸如丙氨酸、甘氨酸、天冬氨酸等。氨基酸可进一步合成蛋白质。

前已述及，NH_3 和谷氨酸在谷氨酰胺合成酶的作用下合成的谷氨酰胺若与 α-酮戊二酸结合，则生成谷氨酸。但是当氨的供应过多时，或者当植物体内碳链不足时，则多余的氨就会以谷氨酰胺的形式贮存起来。因为体内氨多余时，谷氨酰胺的形成解除了游离氨对体内的毒害，而当体内需要氨时，它又可从谷氨酰胺中放出，因此谷氨酰胺犹如氨的贮库。植物体内还有大量的天冬酰胺，亦具有类似的作用。

五、矿质元素在植物体内的运输

根系吸收的绝大部分矿质元素是以离子状态被运输的，例如各种金属阳离子、NO_3^-、SO_4^{2-} 和 $H_2PO_4^-$ 等。但也有一些离子被吸收后，很快就在根内参与了某些同化过程，如 NH_4^+ 和 NO_3^- 可以形成酰胺和氨基酸，$H_2PO_4^-$ 可以形成核苷酸和磷酰胆碱，SO_4^{2-} 可以形成蛋氨酸和谷胱甘肽，所以它们就以这些同化物的形式向上运输。

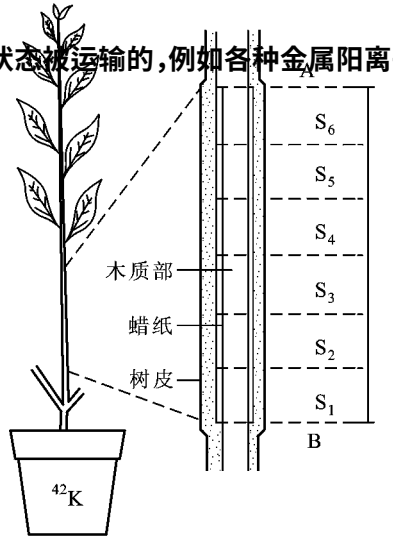


图 3-13　放射性钾（^{42}K）向上运输的实验（自潘瑞炽）

（一）运输的途径和速度

根系所吸收的矿质元素可以沿着质外体途径和共质体途径径向运输到中柱。进入中柱后，如何进行纵向运输呢？

如图 3-13 所做实验，将砂基培养的柳树幼苗分成两组：一是处理组，把一段茎的韧皮部和木质部分离，在两者之间插

入不透水的蜡纸,以防止物质的横向运输;二是对照组,仅把一段茎的韧皮部和木质部分开,但不插蜡纸。给柳树根施以^{42}K,5 h 后测定^{42}K 在柳茎各部分的分布。从表 3-5 可以看出,① 处理组木质部含有大量^{42}K,而韧皮部含量甚微,表明根部所吸收的^{42}K 是通过木质部导管向上运输的;② 对照组韧皮部含有较多的^{42}K,两组分离部位的上部(A)和下部(B)韧皮部中含^{42}K 都多,表明^{42}K 从木质部向韧皮部的运输也极活跃。

表 3-5 ^{42}K 在柳茎中的分布

部分		韧皮部和木质部分离后,其间插入蜡纸(处理组)		韧皮部和木质部分离后,重新密切接触(对照组)	
		韧皮部^{42}K 质量分数/10^{-6}	木质部^{42}K 质量分数/10^{-6}	韧皮部^{42}K 质量分数/10^{-6}	木质部^{42}K 质量分数/10^{-6}
分离以上部分 A		53	47	64	56
分离部分	S_6	11.6	119		
	S_5	0.9	122		
	S_4	0.7	112		
	S_3	0.3	98	87	69
	S_2	0.3	108		
	S_1	20	113		
分离以下部分木质部 B		84	58	74	67

植物叶片等地上部分也可以吸收矿质元素,这是植物的根外营养,亦称叶片营养。那么,矿质元素是如何通过叶片而进入植物体的呢?实验表明,矿质元素是在溶液中,通过气孔和角质层的孔道进入叶片内部,进入叶片后,则既可以通过韧皮部向下、向上运输,也可以通过木质部向上运输。

矿质元素在植物体内的运输速度为 30 ~ 100 cm/h。

(二)矿质元素在植物体内的分布

矿质元素在植物体内各处的分布,与它本身在植物体内是否参与循环有关。

有些元素如钾进入地上部分后仍呈离子状态;有些元素如氮、磷、镁和硫虽然在体内已合成为各种有机物,但是当这些部位的生理状态改变(如叶片衰老)时,这些复杂的有机物又会解体,其中的矿质元素则会释放出来,又转运到新的器官和组织。这些元素便是参与循环的元素,它们可被反复多次利用。如把菜豆幼苗培养在含^{32}P 的培养液中,1 h 后转移至不含^{32}P 的培养液中,测定表明,幼苗刚移出时,植株各部位都含有^{32}P,但放置 6 h 后,^{32}P 在下层叶子中迅速减少,而在未展开嫩叶中迅速增加,数天后,则只是嫩叶中的^{32}P 维持在较高的水平。由此可见,这些参与循环和再利用的元素,在植物体内多分布于生长点和嫩叶等代谢旺盛的部位。植物体内这些元素缺乏时,病症首先发生在老叶。

还有一些元素如钙、铁、锰等,植物吸收后在体内形成稳定的化合物,即被固定而不能再参与循环。因此随着器官的发育,它们将停留在已长成的器官中,故体内

这些元素缺乏时，病症首先发生在幼叶。

六、影响根系吸收矿质元素的外界条件

植物根系对矿质元素的吸收，受到土壤环境条件的影响很大，主要表现在以下几方面。

（一）温度和通气状况

温度和氧分压的高低都会影响植物体内的代谢过程，并影响着能量的释放。由于植物对矿质元素的吸收主要是消耗能量的主动过程，所以温度和氧分压的高低都明显地影响着根系对矿质元素的吸收。

在一定范围内，根系吸收矿质元素的速率随土壤温度的升高而加快，这是由于温度影响了根的呼吸速率，也就影响了根细胞的主动吸收。但温度过低或过高，也会影响代谢的正常进行，对离子的吸收也会减弱。例如水稻生长的最适温度是28～32℃，在最适温度时吸收矿质元素最快，低温和高温都会阻碍吸收，其中低温对磷、钾与硅的吸收阻碍最大（图3－14）。

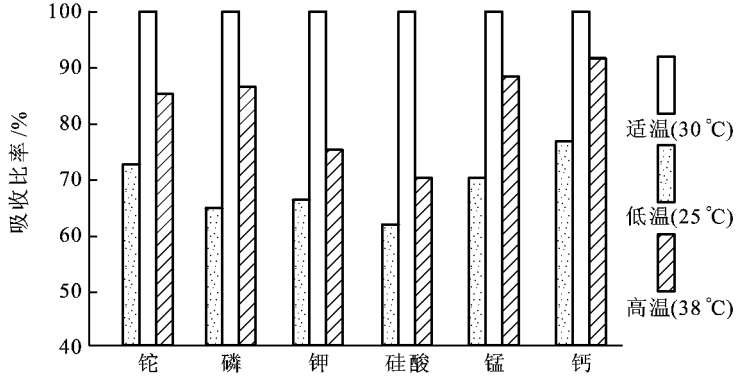


图3－14　水温高低对水稻吸收矿质元素的影响（自潘瑞炽等）

充足的氧气供应有利于根系吸收矿质元素。图3－15表明了离体水稻根在氧分压为3%时、番茄根在氧分压为5%～10%时，对钾的吸收量可达最高值。在氧分压低于3%时，二者对钾的吸收显著降低。土壤通气不良，根系周围的二氧化碳累积，也会抑制呼吸，减少能量供应，甚至会产生毒害。土壤板结，排水不良，都会影响根系对矿质元素的吸收。

（二）土壤溶液浓度

实验表明 在外界溶液浓度较低的情况下（图3－16 钾浓度在5 mmol/L以下），离体大麦根吸收离子的数量与外界溶液浓度成正比。但当外界溶液浓度增高时，离子吸收速率与溶液浓度便无一定关系。这是因为溶液浓度高时，载体已呈

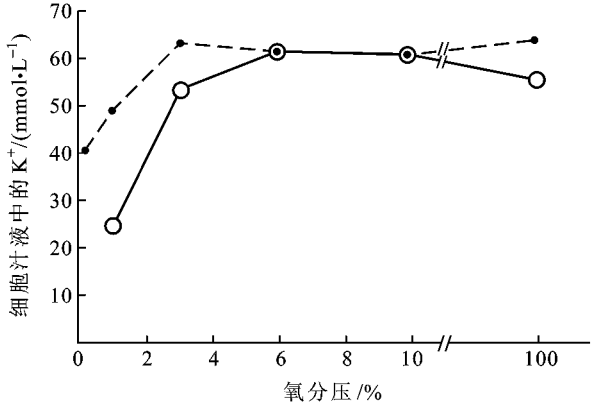


图 3-15 番茄根(○-○)和离体水稻根(•-•)的钾含量和氧分压的关系
(自潘瑞炽等)

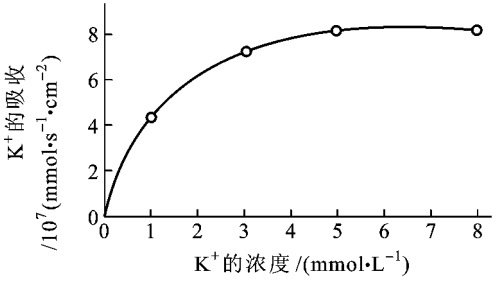


图 3-16 离体大麦根对钾的吸收和培养液中钾浓度之间的关系
(自潘瑞炽等)

饱和,故虽增加外界溶液浓度,离子吸收也不能随之增加。因此在农业生产上,一次施用化肥过多,不仅使作物严重脱水而灼伤,同时也是极大的浪费。

(三) 土壤 pH

由于组成细胞质的蛋白质是两性电解质,故在土壤溶液 pH 不同的情况下,根细胞内的蛋白质会带不同的电荷,并对离子的吸收产生直接影响。在弱酸性环境中,蛋白质带正电荷,有利于阴离子的吸收;相反,在弱碱性环境中,蛋白质带负电荷,有利于阳离子的吸收。

但土壤溶液 pH 对矿质元素吸收的影响,一般主要是间接影响。首先,它会影响矿质元素的溶解度。由图 3-17 可见,N,P,K,S,Ca 及 Mg 在土壤 pH 为中性时有较大的有效性,而在 Mn,B,Cu 及 Zn 几种微量元素在微酸性时有较大的有效性,而 Fe 在酸性环境时有效性较大。其次,土壤溶液 pH 还会影响微生物的活动。在酸性环境中,根瘤菌会死亡,固氮菌会失去固氮能力,而在碱性环境中,反硝化细菌发育良好,又降低了对氮素的利用。

一般作物生长的最适 pH 为 6 ~ 7。但有些作物(如马铃薯、茶、烟草)适合生长在较酸性的环境中,而甘蔗、甜菜等作物适于较碱性的环境。

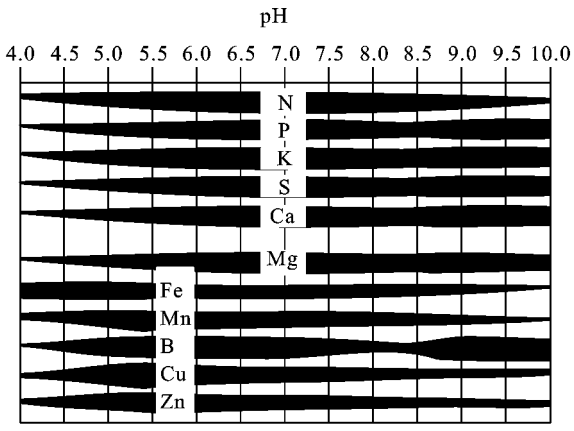


图 3－17　土壤 pH 对植物营养有效性的影响(自潘瑞炽等)
水平带的厚度表示营养元素的溶解度

思考与探索

1. 根系对水分的吸收有哪些方式？
2. 为什么说蒸腾作用对植物生长有重要意义？
3. 植物的必需矿质元素有哪些？用哪些实验可以证明某一矿质元素是否是植物必需的矿质元素？
4. 必需矿质元素的浓度变化对植物生长有何影响？
5. 植物根系怎样吸收和运输矿质元素？
6. 怎样用实验来观察和分析植物对水分和矿质元素的主动吸收？
7. 哪些因素影响根系对水分和矿质元素的吸收和运输？
8. 进一步查阅文献资料,试分析对植物气孔启、闭运动机理研究的最新进展如何？

第四章

光 合 作 用

提 要 光合作用是绿色植物最重要的生理活动，是地球上将日光能大规模地转变为化学能的唯一过程。光合作用分为光反应和碳反应两个阶段，每一阶段都包括许多步骤，分别由不同的蛋白质或其复合体所催化。光反应的显著特点是必须有叶绿素参加，而叶绿素又必须与蛋白质结合，这些复合体均存在于特殊的细胞器（叶绿体）中。本章除扼要叙述光合作用的基本过程和机制外，还介绍了不同类型的碳同化和光呼吸以及环境条件对光合作用的影响。本章的窗口是由中国科学院匡廷云院士撰写的“光合作用光能转化研究的意义”。

第一节 引 论

光合作用（photosynthesis）是地球上最重要的化学过程，它为绝大多数生物——植物、动物、真菌和细菌——提供食物。光合作用的总反应可用下式表示：

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{光} (CH_2O) + O_2$$

式中（CH_2O）代表糖类。这个过程有以下几个特点：

① 光合作用是氧化还原过程，水被氧化为分子态的氧气，二氧化碳被还原为糖。回想一下细胞呼吸，其过程是氧被还原为水，而糖被氧化为二氧化碳。光合作用和细胞呼吸是两个方向相反的过程。

② 光合作用是吸能过程，能量来源就是日光，光能通过光合作用转变成了化学能。化学能就是贮存在分子内的化学键中的能量。细胞呼吸是一个放能过程，它把糖分子中的化学能转变为细胞可以利用的能量。

③ 光合作用规模巨大，据估计，地球上每年有 10^{11} t 二氧化碳被光合作用所固定，其中约 1/3 为海洋中的光合生物（主要是浮游藻类）所固定，其余则为陆生植物所固定。

④ 光合作用是非常复杂的过程，比细胞呼吸还要复杂。为了解光合过程的要

点,我们从它的研究历史讲起。

一、光合作用研究简史

17 世纪以前,人们普遍认为植物生长所需要的物质全部来自土壤。17 世纪中叶,比利时的一位医生 Jan Baptista van Helmont(1577—1644)对此产生怀疑,便将一株小柳树进行盆栽,只浇水。5 年后柳树长大,质量增加了约 75 kg,而土壤的质量只减少了约 60 g。于是他得出了正确的结论,即植物生长所用的物质主要不是来自土壤,但是他却错误地认为植物质量的增加主要是由于吸收了水。

大约 100 年后,1771 年 8 月 17 日,英国的牧师兼化学家 Joseph Priestley 偶然发现,在密闭玻璃瓶中燃烧着的蜡烛本来会很快熄灭,但若在密闭瓶中放一枝薄荷,蜡烛便会继续燃烧。他还发现,在被燃烧的蜡烛"恶化"了的空气中,小鼠本来是不能进行呼吸的,但是若在瓶中放一个植物枝条,则被植物"净化"了的空气可以让小鼠生活下去。他得出结论说,植物一定是使空气中增加了什么东西。但是他并不能多次重复他的实验,也不知道增加的是什么东西。

25 年后,荷兰医生 Jan Ingenhousz 在 Priestley 实验的基础上进行了多次实验,最后发现 Priestley 实验有时成功有时失败的原因在于光。只有植物的绿色部分受到光的照射时,才能"净化"被蜡烛"恶化"了的空气。以上 3 位科学家是光合作用研究的先驱,一般以 Priestley 为光合作用的发现者。

但是对光合作用的深入认识,直到 20 世纪初才开始。光合作用的总反应式如下。其所利用的原料是空气中的 CO_2 和土壤中的水,能源是太阳光。

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{光能} (CH_2O) + O_2$$

式中(CH_2O)代表糖。

光在光合作用中起什么作用呢?英国的植物生理学家 F. F. Blackman,是试图回答这个问题的第一位科学家。他在不同的 CO_2 浓度、光强度和温度下测定光合作用速率,图4－1是他的部分结果。图中的几条曲线说明,在光强度比较低的情况下,增加光强度能够增加光合作用速率,而增加 CO_2 浓度则不能;但在光强度高的情况下,增高温度或 CO_2 浓度都能够提高光合作用速率。简而言之,在低光强度下,光是光合作用的限制因子;在高光强度下,温度或 CO_2 浓度是限制因子。据此他于 1905 年首次提出光合作用分两个阶段:光反应(light reaction)和暗反应(dark reaction)。

Blackman 还发现,只有在低于 35 ℃时,增加光强度才能增加光合速率,高于 35 ℃则光合速率下降,因为在这一温度下许多种植物酶都会变性(酶分子中保持其活性形状的氢键被破坏)。他由此得出结论,暗反应必定是由许多种酶催化的反应。20 世纪 20 和 30 年代初,德国和美国的两位科学家先后进行了许多精密的实验,进一步证明了 Blackman 的结论。从那以后,光合作用分为光反应和暗反应两个阶段的概念一直为大家所公认。但是"暗反应"一词并不准确,因为所谓暗反

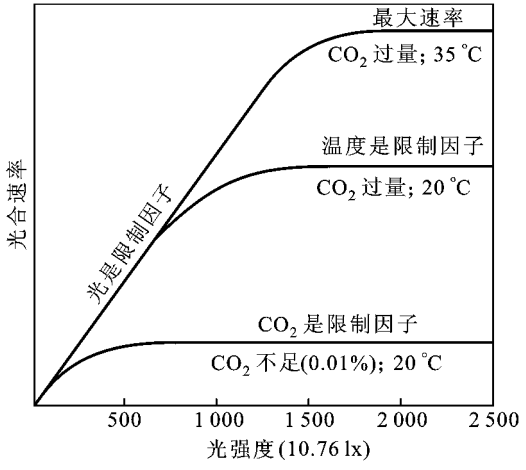


图 4-1 Blackman 的实验结果

应仍然要在光下才能持续不断地进行,只是不需要光直接参加而已,而光反应中也只有第一步必须有光参与,其他许多步骤都不需要光。所以近年来,植物生物学家大都同意,称‘暗反应’为‘碳反应’(carbon reaction)。

20 世纪 30 年代中期,在阐明光合作用机制方面有两项重要工作。一是 C. B. Van Niel 关于光合细菌的工作,二是 R. Hill 发现的 Hill 反应。Van Niel 研究的是光合细菌,其中有一种紫色细菌,其光合作用不是释放氧气而是将硫化氢(H_2S)转变为硫磺颗粒贮存在细菌细胞中。其反应如下式:

$$CO_2 + 2H_2S + 光能 \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S$$

这个反应式与绿色植物光合作用的反应式惊人地相似,于是 Van Niel 提出,光合作用的通式应该是:

$$CO_2 + 2H_2A + 光能 \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2A$$

这一反应中,H_2A 是电子供体。在绿色植物的光合作用中,H_2A 是水,在紫色细菌的光合作用中,H_2A 是硫化氢。A 来源于 H_2A 的裂解,所以绿色植物光合作用所释放的氧来自于水的裂解,而不像长期所认为的那样,来自于 CO_2。

Hill 所发现的 Hill 反应也表明光合作用所释放的氧来自于水。这个反应是分离的叶绿体利用各种氧化剂(如高铁盐)在光下将水氧化:

$$4Fe^{3+} + 2H_2O \xrightarrow{光} 4Fe^{2+} + O_2 + 4H^+$$

光合作用所释放的 O_2,确实来自于水,直到 20 世纪 40 年代有了 ^{18}O 才最后被确证。用 ^{18}O 标记的 H_2O 和 CO_2 进行实验证明,只有供给 $H_2{}^{18}O$ 时,光合作用释放的氧才是 $^{18}O_2$,如下式所示:

$$6C^{18}O_2 + 12H_2O \xrightarrow{光} C_6H_{12}{}^{18}O_6 + 6H_2{}^{18}O + 6O_2$$

$$6CO_2 + 12H_2{}^{18}O \xrightarrow{光} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6{}^{18}O_2$$

所以光合作用的总方程式，如果以葡萄糖为产物，就应该每 6 分子 CO_2 要和 12 分子水发生反应 如果以 CH_2O 代表糖，则应为：

$$CO_2 + 2H_2O^* \xrightarrow{光} CH_2O + H_2O + O_2^*$$

细菌光合作用的研究在阐明光合作用机制方面起了很大作用，后面将会讲到。我们现在称绿色植物的光合作用为生氧的光合作用（oxygenic photosynthesis），细菌光合作用为不生氧的光合作用（anoxygenic photosynthesis）。

20 世纪 50 年代还有两项重要的工作，就是 $NADP^+$ 还原酶和光合磷酸化作用（photophosphorylation）的发现。这两项研究阐明了光反应和碳反应之间的关系。$NADP^+$ 还原酶催化 $NADP^+$ 还原为 NADPH 的反应，叶绿体中的这种酶用水裂解时所释放的电子还原 $NADP^+$。光合磷酸化作用是分离的叶绿体在光下将 ADP 磷酸化为 ATP 的反应：

$$ADP + Pi \longrightarrow ATP$$

随后又发现分离的叶绿体在光下能够同时产生 NADPH 和 ATP，并且将水氧化为 O_2：

$$2H_2O + 2NADP^+ + 2ADP + 2Pi \longrightarrow O_2 + 2NADPH + 2H^+ + 2ATP$$

这两项发现为阐明光反应和碳反应之间的关系作出了重要贡献。

二、光合作用概述

所有能够进行光合作用的生物都是自养生物（autotroph），所有依靠光合产物生活的生物都是异养生物（heterotroph）。自养生物是生物圈中的生产者（producer）。

绿色植物细胞中，进行光合作用的细胞器是叶绿体（详见第一章第一节）。高等植物的叶绿体主要分布在叶片的叶肉细胞中，但其他细胞中也可能有叶绿体。每个叶肉细胞中有许多个叶绿体（图 4－2）。

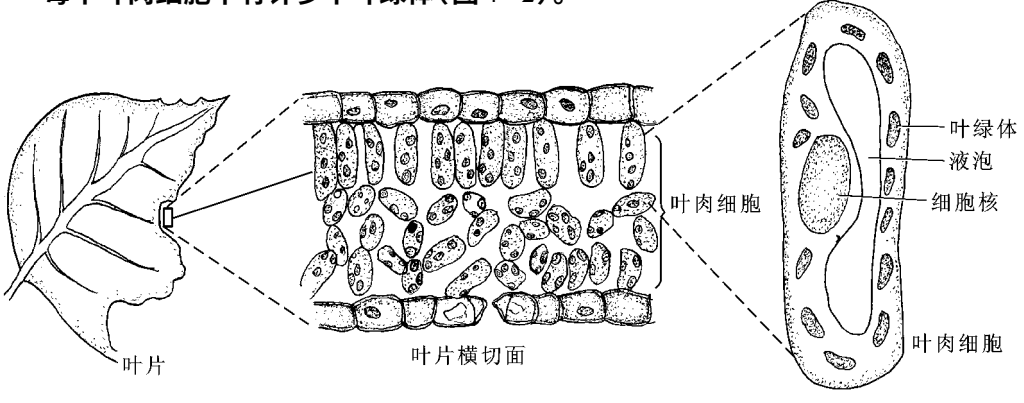


图 4－2 叶肉细胞中的叶绿体

图 4－3 表示光合作用中光反应和碳反应之间的关系。光反应发生在类囊体

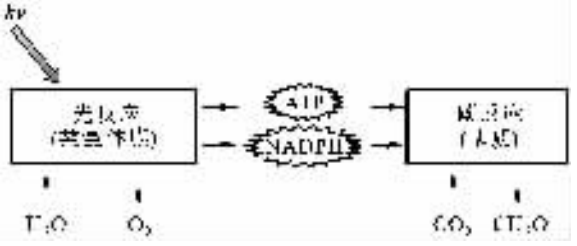


图 4-3 光合作用的光反应和碳反应之间的关系

膜中,其中的叶绿素分子吸收光能,类囊体膜中的一整套蛋白质(酶)利用这种能量推动 $NADP^+$ 的还原,形成 NADPH。$NADP^+$ 是和 NAD^+ 同一类的电子载体,只是比 NAD^+ 多一个磷酸基团。NADPH 和 NADH 一样,都是高能分子。类囊体膜还会利用所吸收的光能推动 ADP 和磷酸根合成 ATP,光能转变成的化学能就暂时贮存在 NADPH 和 ATP 中。关于光反应的细节,将在下文讨论。

光反应中并不产生糖,糖是在碳反应中产生的,碳反应发生在类囊体的基质中,主要是 Calvin 循环,后面还要讲到。CO_2 在碳反应中进入 Calvin 循环,最终形成糖。碳反应并不直接需要光,但在大多数植物中,只有在白天有光反应发生时才产生糖,因为只有在光下才有源源不断的 NADPH 和 ATP 的供应。而 NADPH 和 ATP 被利用后,就变回为 $NADP^+$ 和 ADP 和 Pi(磷酸根),它们立即进入类囊体膜,参加光反应。这种周转也只有在光下才能够发生。因为细胞中 $NADP^+$ 和 ADP 的总量有限,只有它们不断周转才能保证光合作用的正常运行。

第二节 光 反 应

一、叶绿素对光的吸收

光是一种电磁波,在空间以波浪形式前进。我们向水中投掷一块石子,就会形成四散开去的水波。水波不断前进,其中相邻的两个波的波峰之间的距离就称为波长。太阳光是由波长非常不同的光组成的(图 4-4)。到达地球的光大约是 300 nm 的紫外光到大约 2600 nm 的红外光,可见光只占其中的一半左右。与光合作用有关的只是可见光,因为在光合作用中起作用的叶绿素(chlorophyll)只吸收可见光。

高等植物叶绿体中的叶绿素有两种,即叶绿素 a 和叶绿素 b。但在各门藻类植物中仅绿藻、轮藻和裸藻与高等植物相同,含叶绿素 a 和 b,其他藻类都含叶绿素 a,而没有叶绿素 b,有的为叶绿素 c,有的为叶绿素 d(详见第九章)。叶绿素是一种双羧酸的酯,它的一个羧基为甲醇所酯化,另一个羧基为叶绿醇酯化。不溶于水,而溶于酒精、丙酮和石油醚等有机溶剂。叶绿素 a 呈蓝绿色,叶绿素 b 呈黄绿

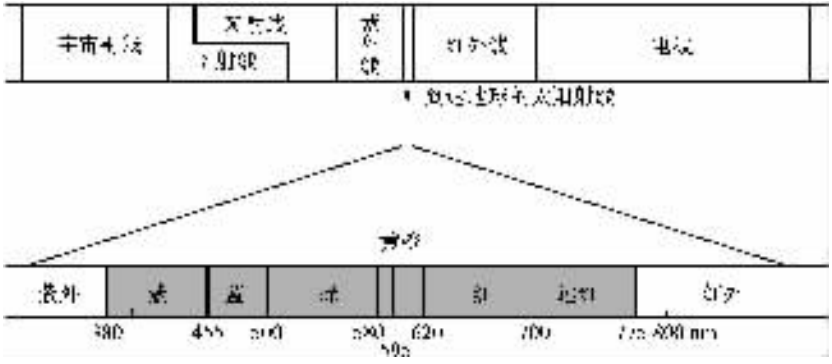


图 4-4　可见光光谱(灰色底处为可见光)

色。叶绿素 a 和叶绿素 b 的结构基本相同,其特点是都有一个大的卟啉环头部和一条叶醇链的长“尾部”(图 4-5)。其头部的卟啉环是由 4 个吡咯环和 4 个甲烯基(═CH—)连接而成,大环中有一系列共轭双键。在环的中央有一个镁原子与 4 个氮原子结合。镁原子带正电荷,与其相连的氮原子偏向于带负电荷。因此,卟啉环呈极性,是亲水的。可以和蛋白质结合。其尾部的叶醇基($C_{20}H_{39}$)是由 4 个异戊二烯基单位所组成的长链状的碳氢化合物,以酯链与在第Ⅳ吡咯环侧链上的丙酸相结合。叶醇基具有疏水性,是酯溶性的。叶绿素 a 与叶绿素 b 的结构基本类似,以—CHO 代替—CH_3 即为叶绿素 b。

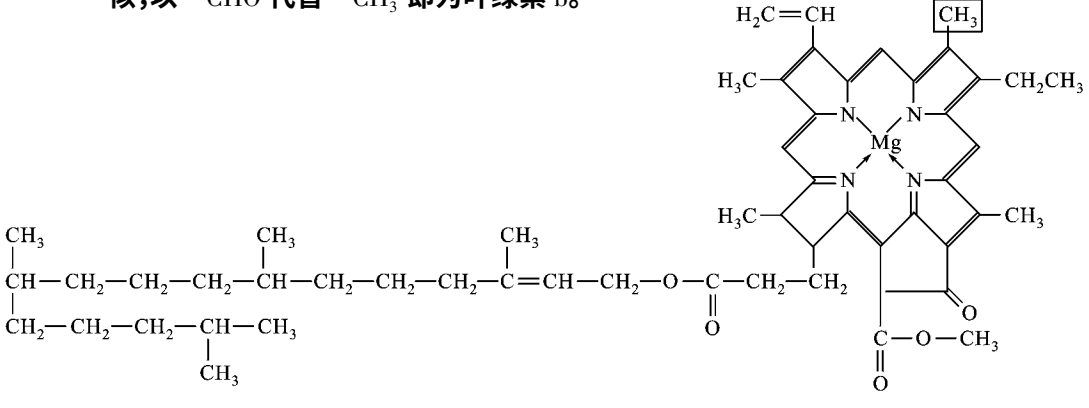


图 4-5　叶绿素 a 的结构式

图 4-6 为叶绿素 a 和叶绿素 b 的吸收光谱(absorption spectrum)。吸收光谱是一种物质对不同波长光的吸收率。如图所示,叶绿素 a 吸收可见光中的蓝紫光和红光,呈蓝绿色,叶绿素 b 主要吸收蓝光和橙色的光,呈黄绿色。因为这两种色素都不吸收绿光,而叶片中的色素又以它们为主,所以太阳光中的绿光或者被叶片反射,或者透射过叶片,所以植物的叶子呈现绿色。

直接参与光合作用的色素只有叶绿素 a,叶绿素 b 吸收的光要传递给叶绿素 a 后才能在光合作用中被利用,所以叶绿素 b 称为辅助色素。叶绿体中除含有叶绿素外,还含有其他橙黄色的色素,称为类胡萝卜素(carotenoid)。脂溶性类胡萝卜素有

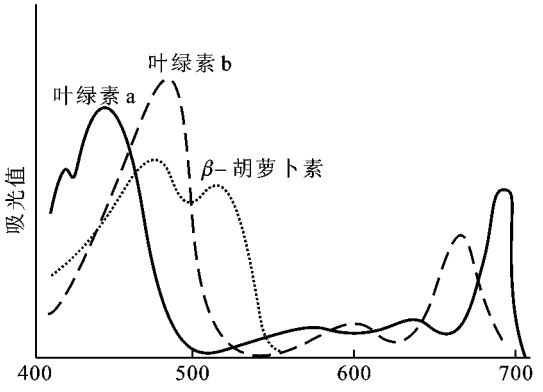


图4-6 叶绿素a和叶绿素b的吸收光谱(自曹宗巽,吴相钰)

许多种,其中最多的一类称为叶黄素(xanthophyll,lutein)。类胡萝卜素所吸收的光也可以传递给叶绿素a,所以它们也是辅助色素。类胡萝卜素虽不直接参加光合作用,但是它们有保护功能,即在强光下吸收并耗散多余的光能,否则光可能破坏叶绿素。

光除去具有波动性外,还有粒子性,也就是说光的行为也像极小的能量"颗粒"一样,这种"颗粒"称为光子(photon)。不同波长的光,其光子所带的能量多少不同。每种波长的光,其光子中的能量是固定的。波长越短,光子中的能量越多。如紫光的光子中所带的能量约为红光的光子中的两倍。

色素吸收光的实质是色素分子中的一个电子得到了光子中的能量。叶绿素吸收光就是由于它的大环结构(图4-5)的共轭双键系统中的某一个电子被光子激发,于是这个电子从能量较低的基态进入到能量较高的激发态,成为一个激发的电子,或者说高能电子。所以叶绿素分子吸收光子的那一刹那,光子的能量已经变为电子的能量,也就是已经变成了化学能。

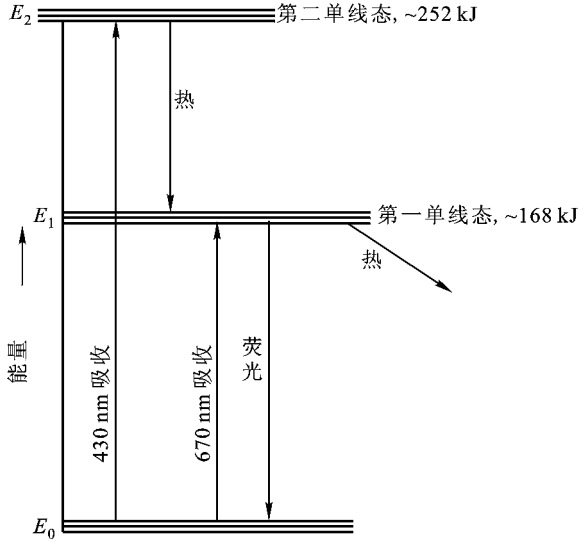


图4-7 叶绿素被光激发后的能量转变

色素分子的激发态极不稳定，几乎形成后立即变回为基态。叶绿素分子被激发的时间以皮秒（picosecond，10^{-12} s）计。当叶绿素分子从激发态回到基态时，其所吸收的光能便以热的形式向周围发散或转变成荧光（fluorescence），荧光态的寿命以纳秒（nanosecond，10^{-9} s，简称 ns）计，至多只有 10^{-8} s。存在于溶液中的叶绿素在光下产生暗红色的荧光，将叶绿素溶液背着光观察，便可看到这种荧光。图 4－7 为叶绿素分子被光激发后能量转变示意图。图中的第一单线态（first singlet state）相当于叶绿素吸收光谱中红光区的吸收峰，第二单线态则相当于蓝光区的吸收峰。对光合作用有效的是红光，所以起作用的是第一单线态。

二、光系统

如上所述，叶绿素分子吸收光后瞬间即变回为基态，那么光合作用中光能如何转变为 NADPH 和 ATP 中的化学能呢？奥妙在于光合膜中的奇妙装置——光系统（photosystem）。

光系统是由许多种分子组成的，其中有叶绿素 a，叶绿素 b，类胡萝卜素类色素，几种蛋白质分子和光合作用的原初电子受体。每个光系统中有 200～300 个叶绿素分子，但是其中只有一个叶绿素 a 分子能将激发的电子传递给原初电子受体，这个叶绿素 a 分子和原初电子受体，加上少数蛋白质分子就是作用中心。在作用中心内被光激发的叶绿素分子将一个电子传递给原初电子受体，使后者被还原，这就是光合作用中最初的一幕，图 4－8 就是这一幕的示意图。以后的反应就是原初电子受体将电子传递给其他电子载体。

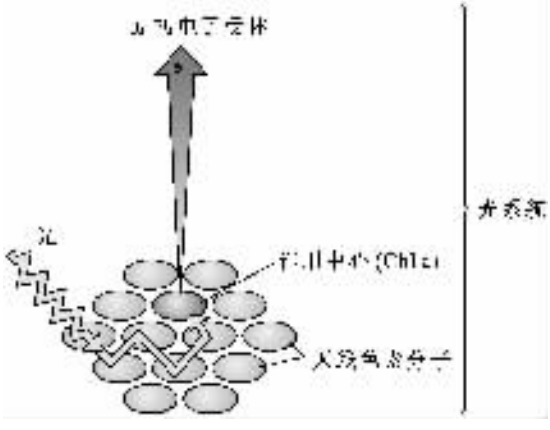


图 4－8 光系统中能量的传递和反应中心中叶绿素 a 的激发（自 Campbell 等）

反应中心以外的所有各种色素分子，包括叶绿素 a 在内，其作用都是将所吸收的光能传递给反应中心的叶绿素 a 分子，所以这些色素分子统称为天线色素（antenna pigment）。应该指出，光系统中的所有色素分子都是与特定的蛋白质结合

的,没有这些蛋白质,不可能组成光系统。

总起来说,光系统是由 3 个部分组成的,反应中心、天线色素和几种电子载体。这 3 个部分中都有特定的蛋白质,光系统之所以能在瞬间就抓住激发电子,不使它回到基态去,关键就在于这些蛋白质分子的精巧排列。

关于光合作用反应中心的结构,近年来已有详细了解。反应中心都是复合体,即都是由几个蛋白质亚基组成的。最早用 X 射线衍射法阐明的是一种紫色光合细菌(绿色红假单胞菌 *Rhodopseudomonas viridis*)的反应中心的结构,这项工作曾获得诺贝尔化学奖。这个反应中心内有一对细菌叶绿素(bacteriochlorophyll,其结构与叶绿素 a 的极为相似),或者说有一个细菌叶绿素的二聚体,称为 P865(因为其吸收高峰在 865 nm)。这个反应中心垂直于类囊体膜的平面,是对称的,以穿过这一对色素分子之间的直线为轴,左右两侧各有一个分支,每个分支中除去二聚体中的一个细菌叶绿素分子外,还有一个单体细菌叶绿素分子、一个去镁细菌叶绿素(bacteriopheophytin)分子和一个醌分子,此外,还有一个共用的铁原子(图 4-9)。中心内共有两个醌分子,分别为 Q_A 和 Q_B 两个电子受体。

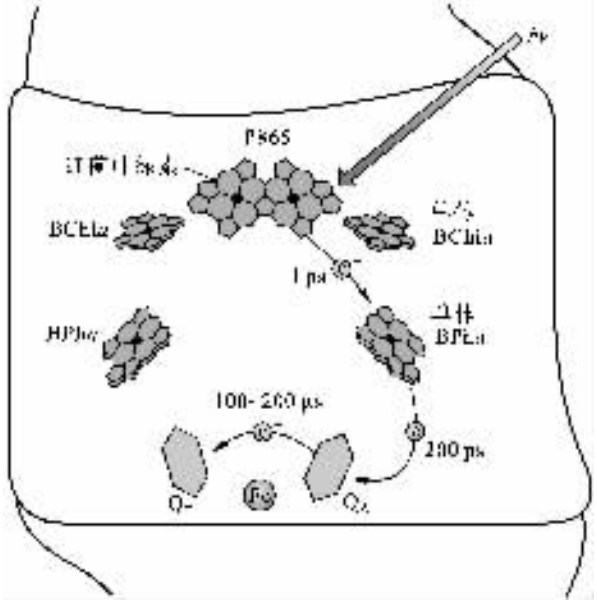


图 4-9 紫色光合细菌光合反应中心的各组分及其中电子传递动力学示意图
(自布坎南等)

现在已经充分证明,叶绿体中有两类光系统,依其发现时间的先后,分别命名为光系统Ⅰ和光系统Ⅱ。两个光系统的发现要追溯到 20 世纪四五十年代。那时科学家发现了两个相互关联的现象,即红降现象(red drop)和增益效应(enhancement effect)。红降现象是指当光的波长大于 690 nm 时,光合作用速率突然下降。增益效应是指用 640 nm 和 720 nm 两种波长的光分别作为光源时的光合作用小于

同时用两种波长的光作为光源时的光合作用(图 4－10)。这两项实验说明光合作用的正常进行必须有两个光系统同时起作用。到了 20 世纪 60 年代,果然先后分离出了光系统Ⅰ和光系统Ⅱ两个反应中心。

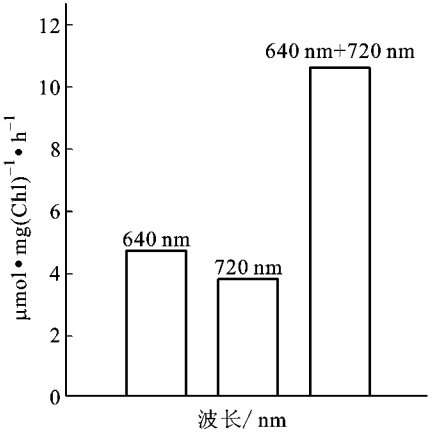


图 4－10　用分离叶绿体进行的增益效应实验(自 Ting)
纵轴为 CO_2 固定量/(μmol·mg^{-1} Chl·h^{-1}),横轴为波长/nm

光系统Ⅰ的反应中心内的叶绿素 a 称为 P700,因为它与特定的蛋白质结合,其吸收高峰在 700 nm,在红光区内。同样,光系统Ⅱ中的叶绿素 a 称为 P680,因为其吸收高峰在 680 nm,680 nm 也在红光区,不过稍稍偏向黄橙光方面。光系统Ⅰ是跨膜的复合体,由至少 13 个蛋白质亚基组成,光系统Ⅱ也由至少 10 个跨膜的蛋白质亚基组成。光系统Ⅱ中的蛋白质亚基的氨基酸序列与上述紫色光合细菌中的相似,所以推测其结构与紫色光合细菌的也相似。后来证明,二者果然基本相同。

三、光合电子传递系统

光合电子传递系统是一系列氧化还原反应,包括许多种蛋白质复合体和好几种蛋白质或酶。图 4－11 就是光合电子传递系统示意图。首先要说明的是光系统中光能如何转变成为化学能。为此,我们以细菌的光系统(图 4－9)为例,高等植物的光系统Ⅰ和光系统Ⅱ原则上也是一样的。

(一) 光合作用的光化学

光系统中光能转变为化学能的最初步骤常称为光合作用的光化学。我们可以把图 4－9 中的二聚的细菌叶绿素(P865)和其后依次的各个电子受体看作是一个集体,其中发生的 P865 被光激发的反应和以后的一系列电子传递反应可用下列方式表示:

$$P865 \cdot BChl\mathit{a} \cdot BPh\mathit{a} \cdot Q_A + h\nu \longrightarrow P865^{*} \cdot BChl\mathit{a} \cdot BPh\mathit{a} \cdot Q_A \longrightarrow$$

$$P865^{+} \cdot BChl\mathit{a}^{-} \cdot BPh\mathit{a} \cdot Q_A \longrightarrow P865^{+} \cdot BChl\mathit{a} \cdot BPh\mathit{a}^{-} \cdot Q_A \longrightarrow$$

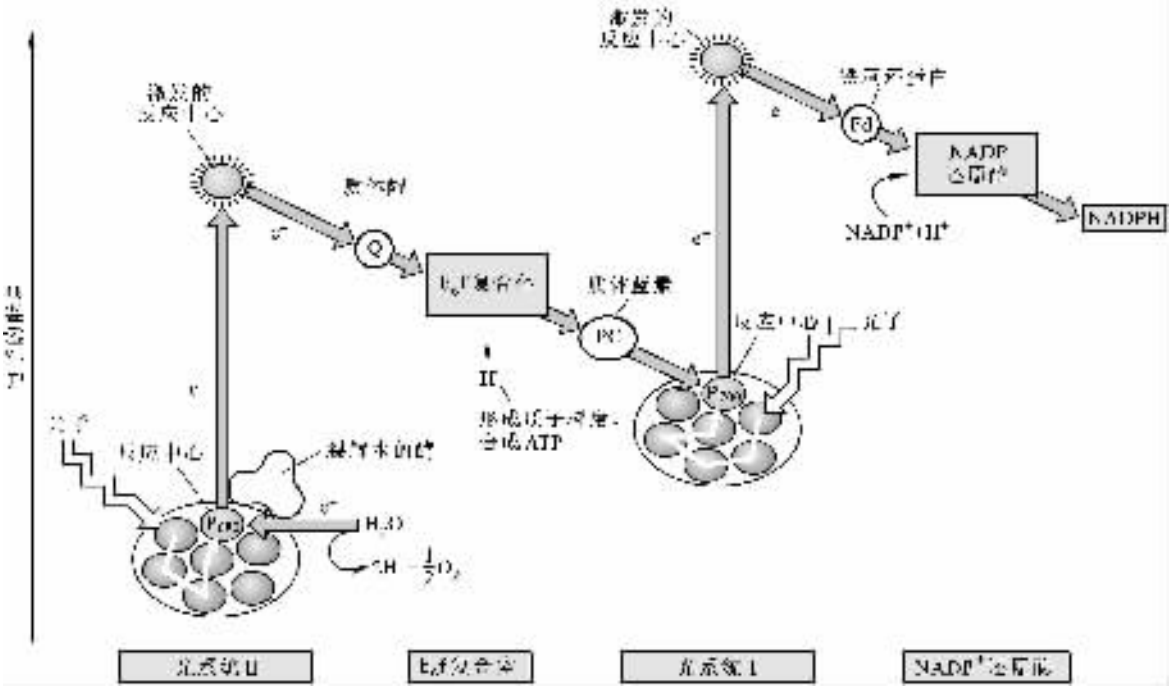


图4－11　光合电子传递系统(Z 链)(自 Campbell)

上式中的 BChl 是单体细菌叶绿素，BPha 是去镁细菌叶绿素，Q_A 是醌。这一系列反应中从 $P865^+$ 和 $BChla^-$ 的形成起，都是电荷分离(charge separation)。细菌中的这些反应的动力学都已查明，如图 4－9 所示，只要 1 ps，就发生了 BPha 的还原，而两种醌的还原则分别需要 200 ps 和 100～200 μs。叶绿体中的光化学的动力学尚未肯定，但与细菌中的大概类似。在上述一系列步骤中，色素分子刚刚被激发，光能就已转变成了化学能，不过激发态的色素分子寿命极短，必须很快发生电子传递(即能量传递)才能形成比较稳定的含能较多的化合物。

(二) 光系统Ⅰ和光系统Ⅱ的协作

图 4－11 为光合作用中的电子传递系统，包括 PS Ⅰ和 PS Ⅱ以及细胞色素 b_6 和细胞色素 f 复合体(缩写为 b_6f)等。这个图左侧的一个长箭头表示电子能量的多少。从左边的光系统Ⅱ开始，P680 被光激发后产生高能电子，这样 P680 本身就失去了一个电子而成为电子受体 $P680^+$。$P680^+$ 是一种强氧化剂，足以将 H_2O 氧化成为 O_2，水的裂解或光氧化可用下式表示：

$$2H_2O \longrightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$$

催化水的氧化需要一种裂解水的复合体，其组成、结构和作用尚不清楚，只知道其中有锰，而且锰为水的光氧化所必需。P680 被光激发后产生的电子经过一系列传递体到达质体醌(plstoquinone)，这一系列传递体中有去镁叶绿素等，与细菌中的类似(图 4－9)。质体醌是一种萘醌，是脂溶性的，存在于光合膜中，能够发生氧化

还原反应。下一步是电子由还原型质体醌传递给存在于膜中的 b_6f 复合体。在这一步电子传递中，会发生质子向类囊体腔中的移动，这是合成 ATP 的原因，下文将有说明。下一个电子受体是质体蓝素（plastocyanin），这是一种含铜蛋白质，它接受电子后再传递给 PS Ⅰ。请注意，到此为止，激发的电子的能量已经减少了大约一半，不能还原 $NADP^+$ 了。

下一步就轮到 PS Ⅰ起作用了。PS Ⅰ被光激发，产生高能电子。虽然 P700 的激发使电子能量的增加不如 P680 激发的多，但是它的起点高（图 4－11），所以激发的电子是更强的还原剂，足以将 $NADP^+$ 还原。P700 的激发电子也要经过几个传递体，其中包括叶绿素 a，才能传递到 PS Ⅰ中相当于 PS Ⅱ中质体醌的电子受体铁氧还蛋白（ferredoxin，简称 Fd）。Fd 是一种含硫和铁的蛋白质，能发生氧化还原反应，普遍存在于生物界。还原型 Fd 在 $NADP^+$ 还原酶的催化下将 $NADP^+$ 还原为 NADPH：

$$2Fd_{还原} + NADP^+ + H^+ + 2e \longrightarrow NADPH + 2Fd_{氧化}$$

此反应中所需的质子就是水裂解时所形成并存在于基质中的 H^+，电子则来源于还原型 Fd。$NADP^+$ 还原酶是结合在光合膜的基质侧（即类囊体外面）的，这有利于碳反应的进行。

（三）光合磷酸化作用

光合磷酸化作用就是光下叶绿体中 ATP 的合成。其作用机制和氧化磷酸化类似，也是化学渗透（chemiosmosis）。如图 4－12 所示，电子传递过程中，质子在 b_6f 复合体处被运至类囊体腔内，造成一个质子梯度，这种质子梯度的形成需要电子传递过程中所产生的能量。质子不能自由通过类囊体膜，只能通过膜中的 ATP 合酶（ATP synthase），才能顺浓度梯度到达叶绿体基质中。H^+ 流经 ATP 合酶便会引起 ATP 的合成，和线粒体中的情况一样。光合膜中的 ATP 合酶在结构上和

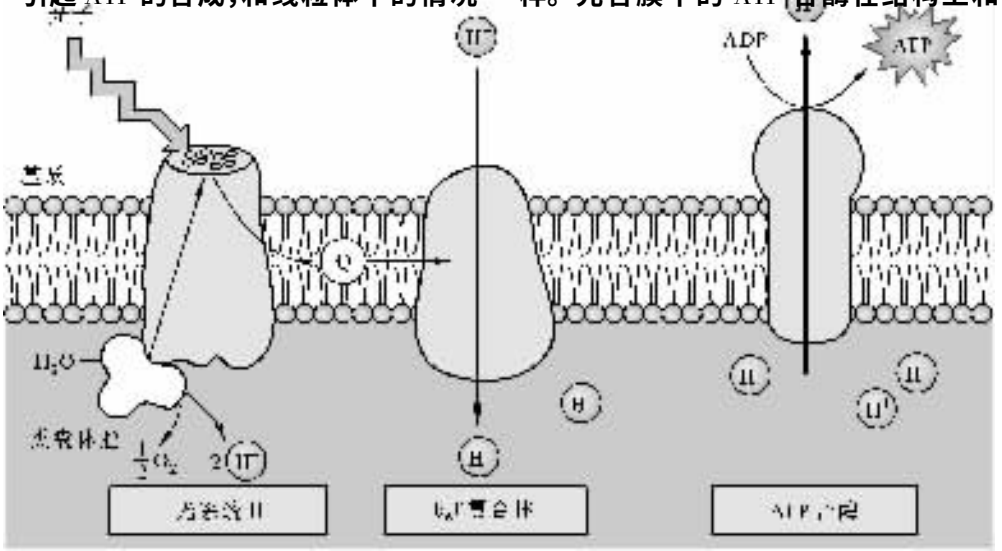


图 4－12 叶绿体中 ATP 的合成（自 Raven 和 Johnson）

作用机制上都和线粒体膜中的非常相似。图 4－12 是叶绿体内化学渗透的示意。类囊体膜中的 b_6f 复合体将质子泵入类囊体腔，然后质子经过 ATP 合酶顺浓度梯度进入基质，于是 ATP 被合成。这种合成 ATP 的方式所需要的是图 4－11 中的电子传递途径，一种非循环途径，所以称为非循环光合磷酸化（non-cyclic photophosphorylation）。

按照上述过程，每产生 1 个 NADPH 大约只产生 1 个 ATP。但是，后面将要讲到，每还原 1 个二氧化碳分子，所需要的 ATP 分子数与 NADPH 分子数之比是 1.5∶1。许多种植物利用循环光合磷酸化（cyclic photophosphorylation）来弥补这个缺口。循环光合磷酸化实际上就是一个电子短路。PS Ⅰ所产生的高能电子不是用于还原 $NADP^+$，而是回到 b_6f，把另一个质子泵入类囊体腔，这样，就可以多合成一些 ATP。

综上所述，光合电子传递系统运行的产物是 O_2，ATP 和 NADPH。O_2 是光合作用的副产物，大气中的 O_2 就来自于光合作用。NADPH 和 ATP 是 CO_2 还原为糖所必需的，我们食物中的能量，归根到底，就是来自于这里的 NADPH 和 ATP。

第三节 碳 反 应

一、光合碳还原循环

光合碳还原循环又称 Calvin 循环，因发现这一循环的科学家 M. Calvin 而得名，该科学家为此获得了诺贝尔化学奖。Calvin 循环是叶绿体中由 CO_2 产生糖的途径，存在于几乎所有光合生物中。

简言之，Calvin 循环就是将 CO_2，ATP 和 NADPH 转变为磷酸丙糖的复杂生化反应。CO_2 是这个循环的唯一原料，NADPH 和 ATP 是供应能量的，反应完毕后，它们又变回为 $NADP^+$ 和 ADP 及磷酸根。磷酸丙糖是唯一的产物，以后会转变为各种糖类。

CO_2 怎样转变成三个碳的丙糖呢？图 4－13 是 Calvin 循环的大意。这个循环可分为 3 个阶段：① CO_2 固定，② 氧化还原反应，③ RuBP 的再生。

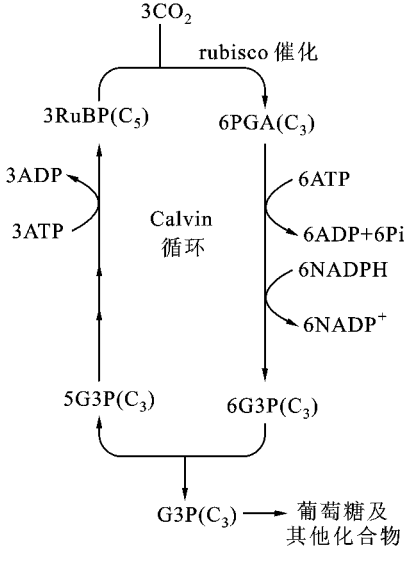


图 4－13 Calvin 循环示意图

第 1 个阶段是 3 分子核酮糖二磷酸（ribulose bisphosphate，简称 RuBP）固定 3

分子 CO_2，形成 6 分子 3－磷酸甘油酸（3－phosphoglyceric acid，简称 PGA），催化这一反应的酶是核酮糖二磷酸羧化酶，简称为 rubisco。这个反应实际上是一个羧化反应（carboxylation），使一个五碳的糖酸变成了两个三碳的糖酸。

第 2 个阶段是 Calvin 循环中利用能量最多的反应，三碳的糖酸（PGA）被还原成三碳的糖，即甘油醛－3－磷酸（glyceraldehyde－3－phosphate，简称 G3P）。这时糖已经形成，光合作用中合成糖的过程实际上已经完成，以后的变化就是 G3P 如何转变为葡萄糖等 6 个碳的糖和各种多糖，如淀粉。这些反应已不属于 Calvin 循环了。第 3 个阶段是 RuBP 的再生，这个阶段包括许多个反应，简言之，就是 5 个三碳糖（G3P）变成了 3 个五碳糖（RuBP）。RuBP 的再生需要 ATP。

Calvin 循环的总变化是 3 分子 CO_2 消耗 6 分子 NADPH 和 9 分子 ATP，形成 1 分子 G3P。这些 NADPH 和 ATP 都来自于光反应。Calvin 循环中利用 NADPH 和 ATP 后所产生的 $NADP^+$ 和 ADP 又回到类囊体中，在光反应中再形成 NADPH 和 ATP。如图 4－14 所示。

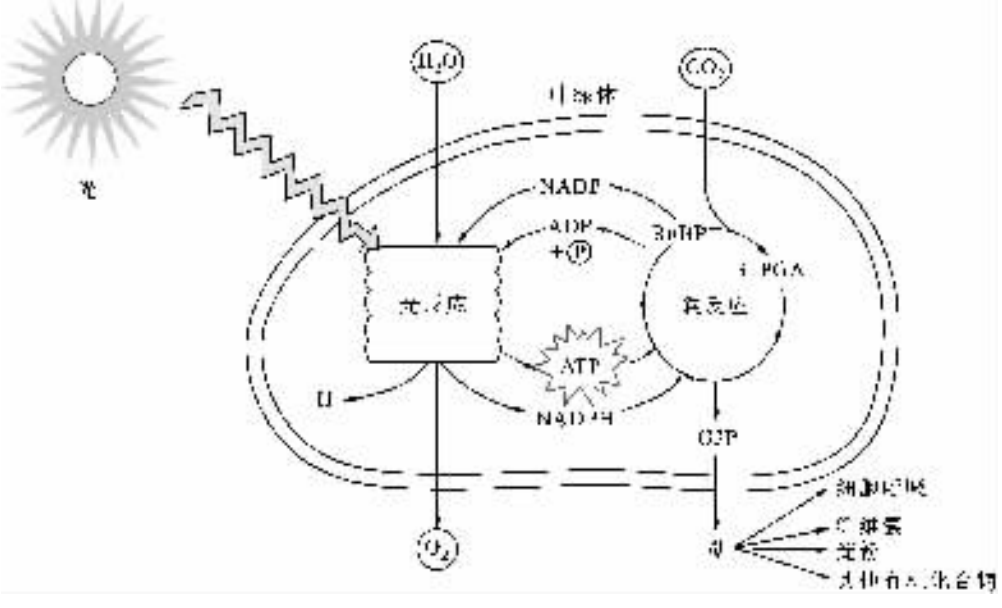


图 4－14 光合作用全过程

Calvin 循环在叶绿体基质中发生，全部有关的酶都存在于基质中。光合作用的产物 G3P 主要是被运至叶绿体外被利用或转变为其他化合物。

光合作用的产物不仅是植物本身的细胞呼吸和其他生命活动的物质来源，而且是全世界所有其他生物的食物来源。全地球的光合产物每年有数十亿吨。

二、C_4 植物和光呼吸

陆地上的植物分布在除南极外的所有各洲，它们适应于各式各样的环境条件。这些适应方式中有一种便是在不同环境下以不同的方式固定 CO_2，同时尽可能地

节省水。

上面所讲的直接利用空气中的 CO_2 进行光合作用的植物称为 C_3 植物，因为 CO_2 固定的最初产物是一个 3 碳化合物——3－磷酸甘油酸。许多重要的作物，例如水稻、小麦、大豆，以及许多种果树和蔬菜，都是 C_3 植物。C_3 植物有一个共同的问题，就是在干旱、炎热的日子里，气孔会关闭，CO_2 不能到达叶绿体，所以气候干燥时 C_3 植物会减产。

对于植物而言，关闭气孔是一种适应现象，因为这样就可减少水分的损失。但是关闭气孔也会阻止 CO_2 进入叶片和 O_2 逸出叶片，其结果是叶内 CO_2 很少而光合作用的光反应所释放的 O_2 又在叶内积累。Calvin 循环中的第一个酶 rubisco 有一个特点，就是能够固定 O_2，在 CO_2 很少而 O_2 很多的情况下，这种固定 O_2 的作用非常显著，其结果是产生一种二碳化合物，然后植物细胞又将这种二碳化合物分解为 CO_2 和水。这种作用称为光呼吸(photorespiration)。光呼吸的结果不是产生糖，而是使细胞中已有的糖转变成 CO_2，像细胞呼吸一样。但是光呼吸又不像细胞呼吸那样，能够产生 ATP。

有一类植物，与 C_3 植物不同，它们有特殊的适应特性，能够节省水和防止光呼吸，这类植物称为 C_4 植物。当气温高而干燥时，C_4 植物将气孔关闭，减少水分的蒸发，但同时却能继续利用日光进行光合作用(图 4－15)。原因是 C_4 植物中第一个固定 CO_2 的酶不是 rubisco，而是磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phospho-enol-pyruvate carboxylase，简称 PEP 羧化酶)，PEP 羧化酶固定的是 HCO_3^-，不是 CO_2。由于 O_2 的结构与 CO_2 的结构类似，而与 HCO_3^- 的完全不同，所以 PEP 羧化酶不能固定 O_2。C_4 植物的特点来源于其特殊的解剖结构(见第二章第四节)，C_4 植物的维管束鞘细胞中有大量的叶绿体，是进行 Calvin 循环的场所，鞘周围的叶肉细胞中不进行 Calvin 循环，只固定 HCO_3^-，固定的产物是草酰乙酸，草酰乙酸被 NADPH 还原为苹果酸后才能被运出叶肉细胞并运入鞘细胞。在鞘细胞中，苹果酸发生脱羧，产生 CO_2 和丙酮酸。这些反应如下：

$$HCO_3^- + PEP \longrightarrow \text{草酰乙酸} + Pi$$

$$\text{草酰乙酸} + NADPH + H^+ \longrightarrow \text{苹果酸} + NADP^+$$

$$\text{苹果酸} + NADP^+ \longrightarrow \text{丙酮酸} + CO_2 + NADPH + H^+$$

C_4 途径固定碳的反应以 PEP 为底物，PEP 的合成需要 ATP：

$$\text{丙酮酸} + \text{磷酸} + ATP \longrightarrow PEP + AMP + \text{焦磷酸}$$

C_4 植物的鞘细胞中虽有 rubisco，但 CO_2 的浓度较高，所以没有光呼吸。如上所述，C_4 植物每固定 1 分子 CO_2 所需要的 ATP 比 C_3 植物多，可是 C_4 植物无光呼吸，它固定二氧化碳所消耗的能量并不比 C_3 植物的多。

C_4 植物的特点是 CO_2 的固定和还原分别在两个部位进行，叶肉细胞的作用只是把 CO_2 泵入鞘细胞，所以 C_4 植物在气孔关闭的情况下仍能进行光合作用。玉米、高粱、甘蔗都是 C_4 植物，它们都起源于热带，适于在高温、干燥和光强度高的条

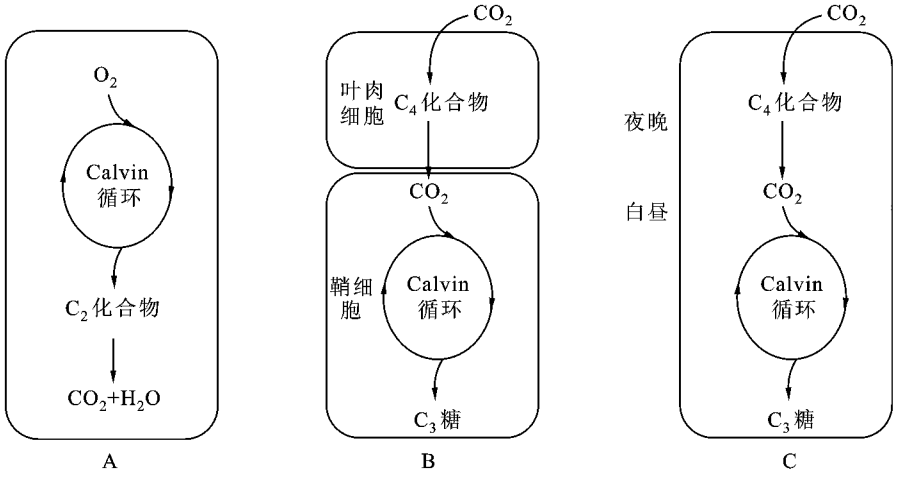


图4－15 光呼吸(A)、C_4 光合作用(B)和 CAM 光合作用(C)

件下生长。

还有一种固定 CO_2 和节省水的光合作用，菠萝、仙人掌和许多肉质植物都进行这种类型的光合作用，这类植物统称为 CAM 植物。CAM 植物特别适应于干旱地区，其特点是气孔夜间张开，白天关闭。夜间 CO_2 能够进入叶中，也被固定在苹果酸中，和 C_4 植物一样。白天有光时则 C_4 化合物释放出的 CO_2 参与 Calvin 循环。CAM 一词来源于景天酸代谢(crassulacean acid metabolism)，景天属植物是一大类肉质植物，CAM 途径就是首先在这类植物中发现的。CAM 光合作用的效率不高，利用这种途径的植物可以在荒漠中、酷热的条件下存活，但生长很缓慢。

第四节 环境因素对光合作用的影响

环境条件对光合作用影响极大，上面提到的 C_4 植物和 CAM 植物就是光合作用对特殊环境条件的适应。

影响光合作用最大的环境因素有 3 种：光强度、温度和二氧化碳浓度。光强度对光合作用的影响如图 4－16，这种曲线称为光合作用的光曲线。从这条曲线可以看出，光并不需要达到全日照的强度，光合速率即已趋于平稳，也就是达到了光饱和点(光合速率是单位时间内单位叶面积的光合作用活动)。达到光饱和点时，光反应已达到了最大的速率，再增加光强度并不能使光合速率增加。

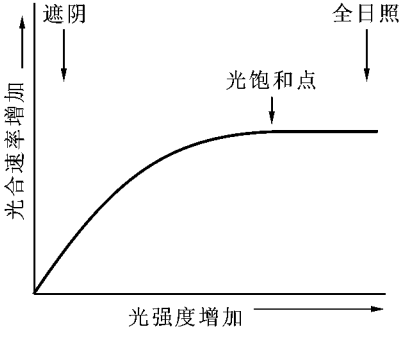


图4－16 光合作用的光曲线
(生物科学. 北京出版社，1999)

图 4－17 表示的是温度对光合作用的影响。这种影响和温度对酶活性的影响类似。温度增高会使生化反应的速率增高，但光合器官，包括其中的各种酶对温度很敏感，所以温度高于 30 ℃时速率就会下降。二氧化碳浓度的增加会使光合作用加快，但当 CO_2 浓度增加至一定程度时，便达到饱和，和光强度对光合作用的影响类似。

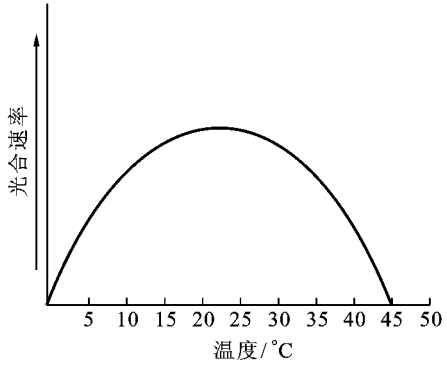


图 4－17　温度对光合作用的影响

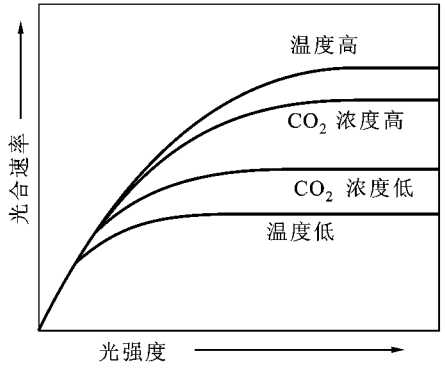


图 4－18　环境因素对光合作用的综合影响

这 3 种环境因素是相互作用的，要考虑它们的综合影响。图 4－18 就是光、CO_2 和温度对光合作用的综合影响。当 CO_2 浓度或温度高时，光合作用的光饱和点就提高，反之，就下降。例如，当温度低时，即使光很充足，植物的生长也不可能快。仙人掌类植物在热带森林不能生长，因为虽然温度足够高，可是它们得不到充足的阳光。

光合作用光能转化研究的意义

光合作用是植物特有的功能，是“地球上最重要的化学反应”（诺贝尔奖评语）。它不仅是生物科学的重大基础理论问题，而且与当今人类面临的粮食、能源、资源和环境问题密切相关。农业增产的核心问题是提高农作物的光能转化效率和利用效率。利用光合作用固定的太阳能仍是今后解决能源问题的重要途径。研究光合作用光能转化的机理，不仅能揭示自然界这一独特的高效吸能、传能和转能过程的机理，并能为在农业和工业上的广泛应用提供理论依据和途径。光合作用这一研究的首要问题之一，是光合作用中高效吸能、传能和转能的原初反应机理。现已确定，光合作用过程中光能的吸收、传递和转化均是在具有一定分子排列及空间结构并镶嵌在光合膜中的捕光色素复合体和反应中心色素蛋白复合体中进行的。从光能吸收到原初电荷分离，时间尺度为 $10^{-15} \sim 10^{-7}$ s，它包含着一系列光子、电子、离子等传递和转化的复杂的物理和化学过程。光合作用中光能的吸收、传递和转换是怎样的过程？在分子水平上捕获太阳能并把它转变为化学能是怎样的反应？与之有关的分子构造（即空间排布）是怎样的？这种特殊的

分子构造又是怎样使光合作用吸能、传能和转能过程的速度和效率如此之高？这些问题的解决要求在分子水平上，将结构与功能紧密结合起来进行研究。目前国际上对这一领域的研究已进入了一个新的阶段，即在光合膜叶绿素蛋白及有关电子载体的分子体系的研究中，生物化学、物理学和化学等学科在生物大分子水平上，从不同侧面相互交叉、有机结合，不断引入新概念和新理论，并用新手段来进行研究。

正是由于光合作用研究对于生命科学及人类未来有重大意义，所以 20 世纪以来，有不少研究者由于在该领域中的杰出贡献而获得多次诺贝尔奖。德国的 3 位科学家用 X 射线衍射技术成功地在原子水平上确定了紫色光合细菌绿色红假单胞菌（*Rhodopseudomonas viridis*）的光合作用反应中心色素蛋白的空间结构，从而为阐明光合作用原初反应的微观机理奠定了物质基础，并因此而获 1988 年诺贝尔化学奖。

最近，我国科学家通过生物化学、结晶学及结构生物学的有机结合，破解了菠菜中主要捕光蛋白复合体（LHC－Ⅱ）0.272 nm 分辨率的晶体结构。这是光合作用研究领域的又一重大突破，对于理解植物光合作用中光能的捕获和传递过程是必不可少的，在光合作用研究中具有重大意义。

预计在 21 世纪，光合作用机理及其在生产中的应用将可能有重大突破。特别是对光合作用原初反应中能量传递和转化机理的揭示，以及多种光合膜蛋白的结构分析，预示着光合系统将可能成为第一个在原子水平上以物理和化学原理进行解释的复杂的生物系统。这不仅为阐明光合作用高效吸能、传能和转能的分子机理，具有重大的理论意义，而且为农作物光能转化效率的调节和控制、为提高农作物光能利用效率的基因工程和蛋白质工程、为开辟太阳能利用的新途径以及为研究太阳能生物转换器以及为生物电子元件及生物芯片的研制、为促进信息科学和材料科学及其技术的发展以开辟 21 世纪新兴的产业等，都将可能提供理论依据和技术以及新的材料。

参考文献

1. 匡廷云. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控. 南京：江苏科技出版社，2004

2. Liu Zhengfeng, Yan Hanchi, Wang Kebin, Kuang Tingyun, Zhang Jiping, Gui Lufu, An Xiaomin, Chang Wenrui. Crystal structure of spinach maijor light harvesting complex at 2.7 Å resolution. Nature, 2004, 428(18): 287～292

（匡廷云 中国科学院植物研究所 研究员）

思考与探索

1. 某科学家用分离的叶绿体进行下列实验。先将叶绿体浸泡在 pH4 的溶液中，使类囊体空腔中的 pH 为 4，然后将此叶绿体转移到 pH8 的溶液中。结果此叶绿体暗中就能合成 ATP，试解释此实验结果。
2. 有一个小组用伊乐藻（*Elodea*）进行光合作用的实验。他们将一枝伊乐藻浸在水族箱中，计算光下枝条放出的气泡数（氧气），以单位时间内放出的气泡数作为光合速率。他们用太阳灯作为光源，移动太阳灯使与水族箱的距离不同，从而改变光强度。结果发现，当太阳灯与水族箱的距离从 75 cm 缩短到 45 cm 时，光合强度基本无变化，只有从 45 cm 移到 15 cm 这一段距离时，光合速率才随光强度的增加而增加。根据计算，当太阳灯从 75 cm 处被移至 45 cm 处时，

照在水族箱上的光强度增加了 278%。如何解释这一实验结果？

小组的成员提出下列 4 条可能的解释。你认为哪一条是有道理的？为什么？如何验证这种解释？

a. 在距离大于 45 cm 时，光太弱，植物根本不能进行光合作用。

b. 伊乐藻在弱光下进行光合作用较好，强光则抑制光合作用。

c. 灯距离太近时，光已达到饱和。

d. 伊乐藻是利用室内的散射光和从窗户进来的光进行光合作用。

3. 热带雨林仅占地球表面积的 3%，但估计它对全球光合作用的贡献超过 20%。因此有一种说法 热带雨林是地球上给其他生物供应氧气的来源。然而，大多数专家认为热带雨林对全球氧气的产生并无贡献或贡献很小。试从光合作用和细胞呼吸两个方面评论这种看法。

4. 查阅有关资料，找出 3 ~ 5 个在光合作用研究方面获得诺贝尔奖的项目或科学家。

5. 查阅文献资料，找出至少 10 种课本中没有的 C_4 植物，并写出它们的学名。

第五章

植物的繁殖

提 要 繁殖能使植物延续种族，保证植物的遗传稳定性，还能产生一定的变异。植物的繁殖方式有营养繁殖、无性生殖、有性生殖 3 种类型。被子植物的繁殖器官包括花、果实和种子。本章论述了花的组成和花器官各部分的发育，着重介绍了大小孢子的形成、雌雄配子体的发育、双受精及受精后的胚胎发育过程。本章设置了“花器官发育的 ABC 模型”、“传粉生物学研究进展”、“自交不亲和性”和“精卵识别”4 个窗口，以了解近年来植物生殖生物学领域中的一些研究热点或重要问题。

植物产生新个体的现象称繁殖（propagation）。繁殖使植物延续种族，是植物最重要的生命活动之一。生殖（reproduction）是指生殖细胞发育成为下一代新个体的方式。生殖与繁殖两词虽然可以通用，但繁殖一词的含义较广。

植物通过繁殖能增加新一代个体，扩大后代的生活范围 能保证物种的遗传稳定性，植物上代个体的特征将通过繁殖传递给下一代 繁殖过程可产生一定的变异，下一代的个体与亲本相比往往有某些方面的差异。在植物系统发育中，经一代又一代的繁殖与自然选择，形成了种类繁多、性状各异的植物世界。在生产实践中，人们通过对植物的繁殖活动使用多种手段与技术进行人工杂交、选择和培育，获得了许多优良品种。

第一节　繁殖的类型

植物的繁殖方式可分为营养繁殖（vegetative propagation）、无性生殖（asexual reproduction）和有性生殖（sexual reproduction）3 种类型；也有人分为无性生殖（包括营养繁殖和孢子生殖）和有性生殖两大类，本书采用前一种分类方法。

一、植物的营养繁殖

植物的营养繁殖是植物营养体的一部分与母体分开或不分开直接形成新个体

的繁殖方式。营养繁殖时不产生生殖细胞,亦称克隆生长。植物界中普遍存在着营养繁殖,如单细胞藻类植物以细胞分裂的方式产生新的个体 ;多细胞的藻类植物体发生断裂,每一裂片形成一新个体 被子植物中,营养繁殖极常见,特别是多年生植物,营养繁殖能力很强,植株上的营养器官或脱离母体的营养器官具有再生能力,能生出不定根、不定芽,发育成新的植株,还有些植物的块根、块茎、鳞茎、球茎及根状茎有很强的营养繁殖能力,所产生的新植株在母体周围繁衍,形成大群的植物个体。

营养繁殖往往比用种子繁殖的速度快,众所周知的竹子一生数十年中仅开花一次,营养繁殖是其最主要的繁殖方式,有些人工栽培的植物不能产生种子或不能产生有效的种子,以营养繁殖繁衍后代,如菠萝(*Musa nana*)、香蕉(*Ananas comosus*)等。营养繁殖是无性的过程,所产生的后代较少变异,与母体有很相近的遗传性状,使母体的优良性状得以保留。因此,长期以来,人们利用这一特性繁殖植物,并创造了许多人工营养繁殖技术,如扦插、压条、嫁接等,以植物细胞全能性为理论基础建立的植物细胞与组织培养技术,现在已成为植物快速繁殖的有效途径,即将植物体的一部分,如芽、茎、叶、花瓣、雄蕊等(称外植体)培养在一定的培养基上,诱导其细胞分裂产生愈伤组织(callose),再将愈伤组织转到诱导分化的培养基上,促使其分化成苗 ;或将愈伤组织诱导分化成胚状体, 并进一步诱导其发育成植株。如利用这种技术,能将少量珍稀植物的外植体经工厂化生产培育成大量试管苗。

二、植物的无性生殖

植物营养生长到一定时期,进入生殖生长阶段,产生具生殖功能的细胞,这些细胞不经两性的结合可直接发育成新个体,这种生殖方式为无性生殖。这种具有生殖功能的细胞称为孢子(spore),因而无性生殖也称为孢子生殖 (spore reproduction)。藻类、苔藓、蕨类植物的孢子生殖发达且不产生种子,称孢子植物(多数孢子植物也有有性生殖) 种子植物虽通过有性过程产生种子,但也会产生孢子,也具有无性过程。

植物的营养繁殖和无性生殖都是无性的方式, 不经过有性过程, 其遗传物质来自于单一亲本,子代的遗传信息与亲代基本相同, 有利于保持亲代的遗传特性 ; 无性过程的繁殖速度快,有利于大量快速地繁衍种族。

三、植物的有性生殖

有性生殖是通过两性细胞的结合形成新个体的一种繁殖方式。有性生殖最常见的方式是配子融合, 植物体产生单倍体的配子(gamete), 两个配子结合形成合子(zygote), 由合子发育形成新个体。根据两配子间的差异程度有性生殖可分为 3 种类型 :

(一) 同配生殖

同配生殖(isogamy)的两种相互结合的配子形态、结构、大小、运动能力相同,

从形态上难以区分其性别，用“ + ”、“ - ”号表示。在衣藻属中，已证实形态相同的“ + ”、“ - ”配子有不同的表面识别蛋白，可相互识别，“ + ”与“ - ”配子才可以结合。同配生殖是较原始的方式（图 5-1A），植物界中这种生殖方式存在于较低等的藻类中。

（二）异配生殖

异配生殖（heterogamy）时，植物产生的两种配子大小不同，较大的为雌配子，较小的为雄配子，只有这两种配子方可结合为合子。实球藻属（*Pandorina*）的有性生殖为异配生殖（图 5-1B），这种生殖方式也多见于低等的藻类。

（三）卵式生殖

生物进化过程中，两性配子进一步分化，不仅大小不同，在形态、结构和运动能力等方面也出现了明显的差异，雌配子较大，常为卵形，无鞭毛，不具运动能力，特称为卵（egg）；雄配子较小，细长，有些种类的具鞭毛，可运动，特称为精子（sperm）。精子与卵的融合称为受精作用（fertilization），受精后的合子称为受精卵（fertilized egg）或合子，由受精卵发育成植株，这种生殖方式称卵式生殖（oogamy）。高等植物均行卵式生殖，藻类植物的很多种类也是卵式生殖（图 5-1C）。

图 5-1 植物有性生殖的方式

A. 同配生殖 B. 异配生殖 C. 卵式生殖

在一些藻类等低等植物中，还存在接合生殖、配子囊交配和体细胞交配等其他方式的有性生殖（详见第九章）。

有性生殖中，配子是单倍体，合子为二倍体，合子含有两个亲本所提供的遗传物质，由合子发育形成的新个体具有一定的变异，对环境具有较强的适应性。

四、植物的生活史与世代交替

植物从生长发育的某一阶段开始，经一系列生长发育过程，产生下一代后又重现了该阶段的现象称为生活周期（life cycle）或称生活史（life history）。

某些低等的植物生活史中仅具有营养繁殖或孢子生殖。也有些低等植物仅有有性生殖，如褐藻门中的鹿角菜（*Pelvetia siliquosa*）等。

无性生殖和有性生殖对植物的种族繁衍和发展各有其有利的一面。在长期的演化过程中，植物生活史中出现了两种个体，一种是能产生配子，行有性生殖的配

子体(gametophyte),配子体是由孢子发育形成的,为单倍体;另一种是能产生孢子,行无性生殖的孢子体(sporophyte),孢子体是由合子发育形成的,为二倍体。我们把配子体发育阶段称为配子体世代,或称有性世代;孢子体发育阶段称为孢子体世代,亦称无性世代。两个世代有规律地交替出现,称为世代交替(alternation of generation)(图5-2,各类植物的世代交替具体特点参见第九、十、十一、十二章)。

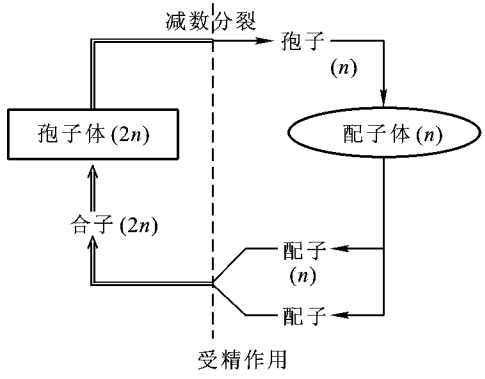


图5-2　植物世代交替的主要过程

高等植物的生活周期中都有世代交替现象,藻类植物中较高等的类群如绿藻、褐藻和红藻的一些种类也具世代交替。植物大多营固着生活,世代交替有利于其适应变化的外界环境,有性世代与无性世代的交替出现保证了植物可产生数量多、适应性强的后代,以确保种族的繁衍与发展。

第二节　花

被子植物营养生长至一定阶段,在光照、温度因素达到一定要求时,就能转入生殖生长阶段,一部分或全部茎的顶端分生组织不再形成叶原基和芽原基,转而形成花原基或花序原基(图5-3)。这时的芽称为花芽,花芽形成花的各个部分,在花的生长发育过程中产生大、小孢子并分别发育形成雌、雄配子体,产生雌、雄配子,经有性生殖过程,产生果实与种子,被子植物的有性生殖与无性生殖过程均发

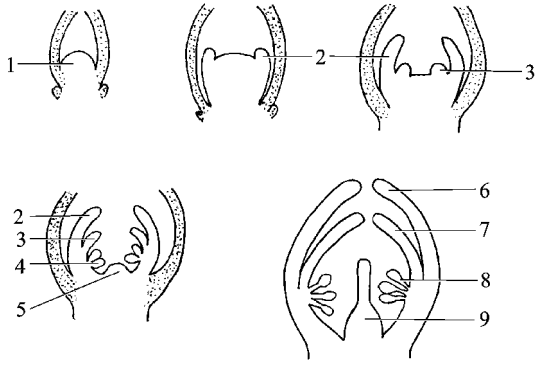


图5-3　梅(*Prunus mume*)的花芽分化图解

1. 顶端分生组织　2. 花萼原基　3. 花瓣原基　4. 雄蕊原基
5. 雌蕊原基　6. 花萼　7. 花瓣　8. 雄蕊　9. 雌蕊

生在花中。

从营养生长转为生殖生长是植物个体发育中的重大转变，包含着一系列复杂的生理生化变化。这些有关植物生长发育及调控的问题将在下一章中论述。

一、花的组成与基本结构

德国诗人、哲学家和博物学家歌德(J. W. von Goethe) 早在 1790 年就在其著名的论文《植物的变态》中提出花是适应于繁殖功能的变态枝条，至今有许多形态学和分子生物学证据支持他的观点。

一朵花常由下列 6 个部分组成：花柄(pedicel)、花托(receptacle)、花萼(calyx)、花冠(corolla)、雄蕊群(androecium)和雌蕊群(gynoecium)(图 5-4)。依据歌德的观点，从形态上看花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群具有叶的一般性质，花托是节间极度缩短的不分枝的变态茎。

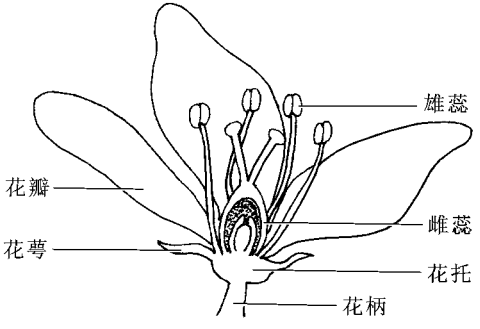


图 5-4 花的结构

(一) 花柄和花托

花柄(花梗)是着生花的小枝，花柄的长短因植物种类而异。花柄的顶端部分为花托，花的其他部分按一定方式着生于花托上。较原始的被子植物如玉兰(*Magnolia denudata*)，花托为柱状，花的各部分螺旋排列其上。随植物的演化，在不同植物群中花托呈现不同的形状，在多数种类中，花托缩短，在某些种类中花托凹陷呈杯状甚至呈筒状(图 5-5)。

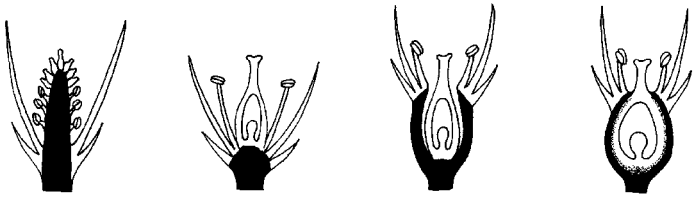


图 5-5 几种不同形状的花托

A. 柱状花托 B. 圆顶状花托 C. 杯状花托 D. 杯状花托与子房壁愈合

(二) 花萼和花冠

花萼由多片萼片(sepal)组成，着生于花托边缘或外围，多为绿色，萼片可以联合也可以分离(图 5-6C)。花冠由多片花瓣(petal)组成，位于萼片的内侧，多有鲜艳的颜色，花瓣联合的花称合瓣花，花瓣分离的花为离瓣花。花萼和花冠合称花被

(perianth)。花被具有保护作用,有些植物的花被还有助于传送花粉。很多植物的花被分化成内外 2 轮,外轮为花萼,内轮是花冠,称双被花(图 5-6B);有些植物的花被虽有 2 轮,但没有花萼和花冠的分化,称同被花,如百合属(*Lilium*);有些植物的花被仅存一轮,另一轮退化,为单被花(图 5-6A);还有的植物无花被,称无被花,如桦属(*Betula*)。

花被有很多变化,不同植物的花萼或花冠在形态、大小和颜色方面区别很大。花冠的形状可有多种,如十字形、钟形、漏斗形等等。

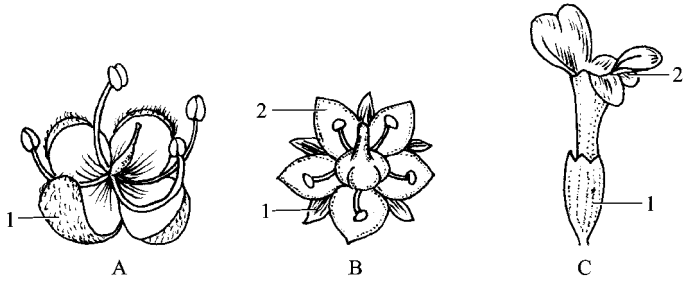


图 5-6　花被的类型

A. 单被花,花被分离　B. 双被花,花被分离　C. 花被联合

1. 花萼　2. 花冠

(三) 雄蕊群

雄蕊群是一朵花中雄蕊(stamen)的总称,由多数或一定数目的雄蕊组成。多数植物的雄蕊可分化成花药 (anther)与花丝 (filament)两部分,花丝上着生花药,花丝细长,由一层角质化的表皮细胞包围着薄壁组织,中央是维管束。花丝的功能是支持花药,使花药在空间上伸展,有利于花粉的散放,并向花药转运营养物质。花药在花丝上着生的方式可有多种。花药中具有花粉囊,其内产生花粉。花粉成熟时花药开裂,花粉散出。不同植物花药开裂方式有所不同。

雄蕊也有分离与联合的变化,有的植物花丝有不同程度的联合,形成单体雄蕊、二体雄蕊或多体雄蕊;有些植物花药联合而花丝分离形成聚药雄蕊(图 5-7)。

(四) 雌蕊群

雌蕊群指一朵花中雌蕊(pistil)的总称。一朵花中,可有一或多枚雌蕊。

1. 心皮

组成雌蕊的单位称心皮(carpel),心皮是具有生殖作用的变态叶(图 5-8)。雌蕊可由一或多个心皮组成,在一花中仅由一个心皮组成的,称单雌蕊;多数植物雌蕊群有多个心皮,有的植物每心皮彼此分离,称离生雌蕊(离雌蕊),有的植物仅一枚雌蕊,但雌蕊由多心皮联合形成,称合生雌蕊(复雌蕊)。在不同植物中,合生雌蕊心皮的联合程度不同 (图 5-9)。在离生雌蕊中,每一心皮两侧的边缘愈合,而在合生雌蕊中,不同心皮的两侧边缘愈合。心皮边缘愈合之处的缝线称腹缝,心皮中肋处称为背缝。

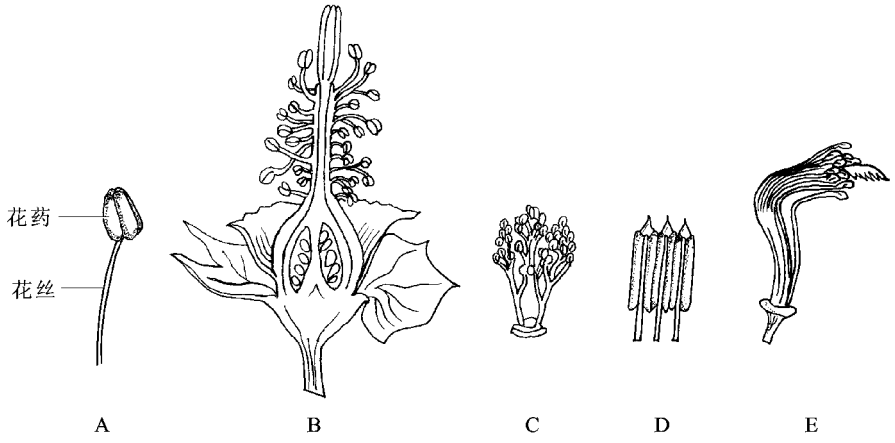


图 5－7　雄蕊及其类型（自陆时万等）

A. **雄蕊的结构**　B～E. **雄蕊的类型**（B. **单体雄蕊**　C. **多体雄蕊**　D. **聚药雄蕊**　E. **二体雄蕊**）

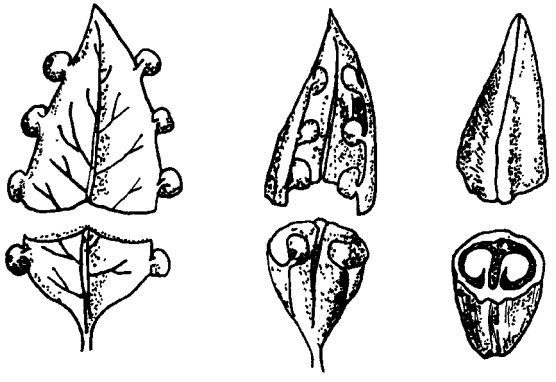


图 5－8　组成雌蕊的单位——心皮（自陆时万等）

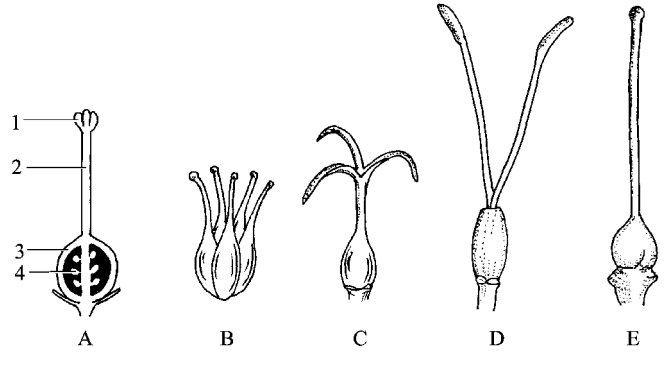


图 5－9　雌蕊的结构与类型（自陆时万等）

A. **雌蕊的结构**　B. **离生雌蕊**　C～E. **合生雌蕊**

1. **柱头**　2. **花柱**　3. **子房**　4. **胚珠**

2. 雌蕊的结构

雌蕊一般可分为柱头、花柱和子房 3 部分(图 5-9)。

(1) 柱头　柱头(stigma)位于雌蕊的顶端,多有一定的膨大或扩展,是接受花粉的部位。柱头表皮细胞呈乳突状、毛状或其他形状,柱头有湿型和干型两类。湿型柱头在传粉时表面有柱头分泌液,含有水分、糖类、脂质、酚类、激素和酶等 ,可黏附花粉,并为花粉萌发提供水分和其他物质,如棉属(*Gossypium*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)等植物的柱头。干型柱头表面无分泌液,其表面具有亲水的蛋白质表膜, 如小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)等植物的柱头。

(2) 花柱　花柱(style)是连接柱头与子房的部分,分为空心的与实心的两类。空心花柱中空,中央是花柱道,实心花柱中央是引导组织(transmitting tissue),花粉管穿过引导组织进入子房。

(3) 子房　子房(ovary)是雌蕊基部膨大的部分, 着生于花托上。子房内中空部分称子房室,不同植物子房室的数目有所不同,单雌蕊和离生雌蕊的子房仅一室,合生雌蕊的子房可有一室或多室,多室的子房其子房室的数目与心皮的数目相同,这是因为这类合生雌蕊的心皮边缘愈合后向内卷入,在中央汇集形成一中轴。合生雌蕊一室的子房有两种情况 :多个心皮仅在边缘愈合 ;多室子房的纵隔膜消失,留下一中央轴。

子房室内心皮腹缝线处或中轴处着生胚珠(ovule)。子房室中胚珠数目因种类而异,为一至多个。胚珠由珠柄、珠被、珠心和胚囊等组成。珠心相当于大孢子囊,其内产生大孢子,大孢子发育形成胚囊。卵和胚胎等在胚囊中形成和发育。

(4) 胎座及其类型　胚珠通常沿心皮的腹缝线着生在子房上,着生的部位称为胎座(placenta)。胎座因心皮的数目和心皮联结的情况不同有不同类型。单雌蕊一心皮一室,胚珠沿腹缝线着生的是边缘胎座式(marginal placentation) ;合生雌蕊多室子房、胚珠着生在中轴上的是中轴胎座式(axile placentation) ;合生雌蕊心

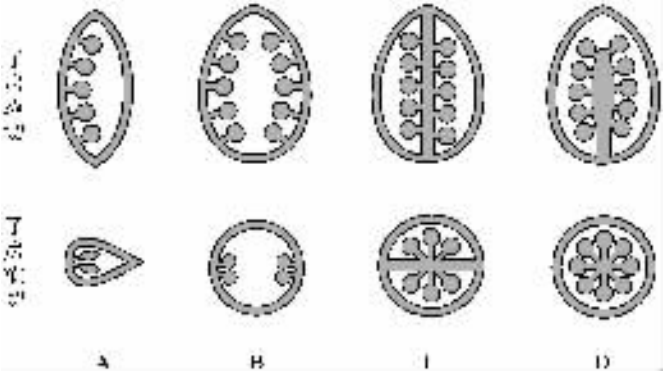


图 5-10　几种胎座式的类型图解

A. 边缘胎座式　B. 侧膜胎座式　C. 中轴胎座式　D. 特立中央胎座式

皮边缘愈合形成 1 室子房、胚珠着生在腹缝线上的为侧膜胎座式(parietal placentation);多室子房纵隔消失,胚珠生于中央轴上的是特立中央胎座式(free－central placentation)(图5－10);此外还有胚珠着生在子房顶部的顶生胎座式(apical placentation)与胚珠着生在子房基部的基底胎座式(basal placentation),睡莲的胎座是一种原始的胎座类型——全面胎座式(superficial placentation),胚珠生在隔膜的各个面。

一朵具有萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊的花是完全花,如桃(*Prunus persica*);缺其中一或两项的为不完全花。如杨属(*Populus*)的花是无被花,没有花萼花冠;铁线莲(*Clematis florida*)仅有花萼,缺少花冠,为单被花。一朵具有雌蕊和雄蕊的花为两性花;缺少一种花蕊的为单性花,其中仅有雄蕊的为雄花,仅有雌蕊的为雌花,如黄瓜(*Cucumis sativa*)。有花被而无花蕊的为无性花或中性花,如向日葵(*Helianthus annuus*)花盘的边花。雌花与雄花生于同一植株的,为雌雄同株,如黄瓜;雌花与雄花生于不同植株的为雌雄异株,如杨属。两性花与单性花共同生于一植株上的为杂性同株,如柿(*Diospyros kaki*)。

二、花各部分结构的多样性及其演化

在每一种植物中,花的形态是相对固定的。植物在长期的系统演化过程中花的形态不断演化,在被子植物的不同类群中,花的形态有较大的变异,因而花部特征可作为被子植物分类的重要依据。从各类被子植物花各部分的形态结构特点中,可看到存在着以下演化趋势。

(一) 花部数目的变化

花部数目的变化是从多而无定数到少而有定数。玉兰等较原始的被子植物,雄蕊和雌蕊多而无定数;在大多数被子植物中,花被、雄蕊、雌蕊数目减少,稳定在 3 数(多为单子叶植物)、4 数和 5 数(多为双子叶植物),或为 3、4、5 的倍数。花被相对稳定的数目称花基数。花部的数目在演化中趋向于退化减少,如紫丁香(*Syringa oblata*)为 4 数花,仅有 2 枚雄蕊,另 2 枚在演化中退化消失。

(二) 排列方式的变化

在较原始的被子植物中花部呈螺旋状排列,如玉兰,其花部螺旋排列于柱状花托上;在多数植物中花部呈轮状排列,花部呈轮状排列的花托多呈平顶状,如白菜(*Brassica pekinensis*)。

(三) 对称性的变化

花部在花托上排列,会形成一定的对称面。通过花的中心能作出多个对称面的,为辐射对称,这种花也称为整齐花,如桃、石竹(*Dianthus chinensis*)。如果通过中心只能作出一个对称面,为两侧对称,这种花也称为不整齐花,如兰科植物的花。

(四) 子房位置的变化

原始类型的花托为柱状,在演化中渐成为圆顶状或平顶状,子房着生在花托上,仅底部与花托相连,这种情况称为子房上位。有些植物的花托在演化中进一步

中央凹陷，形成凹顶状，这种凹陷的程度在不同植物中是有所不同的，在月季（*Rosa chinensis*）等蔷薇科植物中，花托凹陷很深，子房着生在花托底部，仅子房底部与花托相连，子房壁与花托并不愈合，仍属子房上位。如果凹陷的花托包围子房壁并与之愈合，仅留花柱和柱头露在花托外，这种情况为子房下位，如苹果（*Malus pumila*）、向日葵等。子房壁下半部与花托愈合，花萼、花冠及雄蕊生于子房上半部的周围，为子房半下位，如太平花（*philadelphus pekinensis*）等。由于下陷花托与子房壁的愈合，下位及半下位子房较好地受到保护。

相对于子房位置，花的位置也有上位花、下位花和周位花等（图 5－11）。

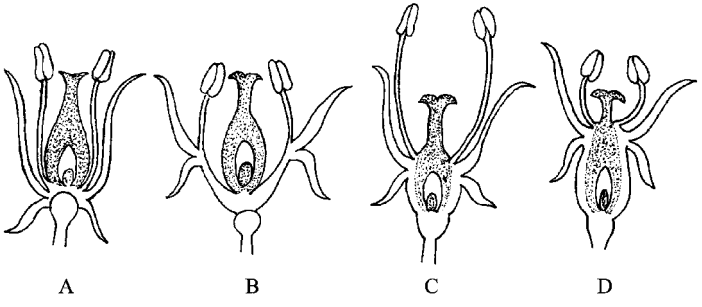


图 5－11　子房的位置与花的位置（自周仪）

A. 子房上位，花下位　B. 子房上位，花周位

C. 子房半下位，花周位　D. 子房下位，花上位

花各部分的演化是多方面的。在一种植物中，花的演化趋势并不是同步的，如苹果（*Malus pumila*），其花萼、花冠离生，雄蕊多数，是原始的表现，而其子房下位又是进步的特征。此外，在栽培植物中花各部分的相互转变也很常见，很多重瓣花的雄蕊瓣化，形成花瓣，在芍药（*Paeonia lactiflora*）中可观察到有些花瓣上有残存的花药。

三、花序

有些被子植物的花是单生花，即一朵花单生于枝顶，如玉兰、桃，更多被子植物的花是多朵花按一定规律排列在一总花柄上，称为花序（inflorescence），总花柄称为花序轴或花轴（rachis）。每一朵花的花柄或花序轴基部生有苞片（bract），有的苞片密集在一起形成总苞，如向日葵。

花序有多种，可归为无限花序（indefinite inflorescence）和有限花序（definite inflorescence）两类。

（一）无限花序

无限花序的特点是在开花期间其花序轴可继续生长，不断产生新的苞片与花芽，开花的顺序是花序轴基部的花或边缘的花先开，顶部花或中间的花后开。

无限花序有多种形式，是根据其花序轴的变化、每一朵花的花柄的有无、是否

为单性花等划分的，表 5－1 中归纳了常见的几种无限花序（图 5－12）。

表 5－1 常见的几种无限花序

花序名称	花序轴	花柄	花	代表种类
总状花序 raceme	花轴较长	较长	两性花	油菜
伞房花序 corymb	花轴较长	上层花柄短，下层花柄长	两性花，各花排列于一平面上	苹果 梨（*Pyrus*）
伞形花序 umbel	花轴短缩，大部分花生在花轴顶端	花柄等长	两性花，各花排列呈圆顶形	人参（*Panax*）
穗状花序 spike	花轴直立，较长	无花柄	两性花	车前（*Plantago*）
柔荑花序 catkin	柔软下垂或直立，花后整个花序一起脱落	无，或具短柄	单性花，无花被或具花被	杨、柳的雌、雄花序，栗的雄花序
肉穗花序 spadix	肥厚、肉质化，粗短	无花柄	单性花，有的具一大型苞片，称佛焰苞	玉米（无佛焰苞），半夏（*Pinellia*）（具佛焰苞）
头状花序 capitulum	极度缩短膨大扁平，苞叶常集成总苞	无花柄	多两性花	向日葵
隐头花序 hypanthodium	膨大而呈凹陷状	无花柄	单性花生于凹陷的花序轴内壁上，雄花在上，雌花在下	无花果

上述花序轴不分枝的花序为简单花序，还有一些无限花序的花轴有分枝，每一分枝是上述的一种无限花序，这类花序为复合花序。常见的有圆锥花序（复总状花序），即花轴分枝上生有总状花序，如紫丁香、水稻等；复穗状花序，花轴分枝 1 或 2 次，每一小枝为一穗状花序，称小穗，如小麦、大麦（*Hordeum vulgare*）等；复伞形花序，花轴呈伞形分枝，如胡萝卜（*Daucus carota*）、茴香（*Foeniculum vulgare*）和芹菜（*Apium graveolens*）等伞形科植物，还有复伞房花序、复头状花序等（图 5－12）。

（二）有限花序

有限花序也称聚伞花序，不同于无限花序的是，有限花序的花轴顶端的花先开放，花轴顶端不再向上产生新的花芽，而是由顶花下部分化形成新的花芽，因而有限花序的花开放顺序是从上向下或从内向外。有限花序可分为以下几种类型（图 5－12）。

1. 单歧聚伞花序

单歧聚伞花序（monochasium，monochasial cyme）主轴顶端先生一花，其下形

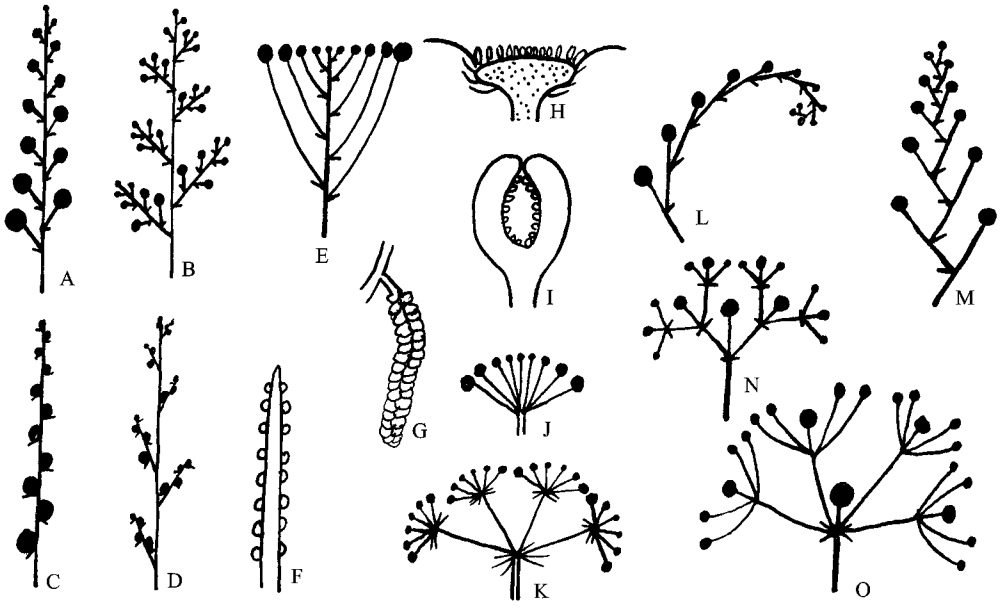


图 5－12　花序的类型

a. 总状花序　b. 圆锥花序　c. 穗状花序　d. 复穗状花序　e. 伞房花序　f. 肉穗花序
g. 柔荑花序　h. 头状花序　i. 隐头花序　j. 伞形花序　k. 复伞形花序　l. 螺状聚伞花序
m. 蝎尾状聚伞花序　n. 二歧聚伞花序　o. 多歧聚伞花序

成一侧枝，在枝端又生一花，如此反复（图 5－12）。根据分枝排列的方式，有蝎尾状聚伞花序（scorpioid cyme），如唐菖蒲（*Gladiolus gandavensis*）；螺状聚伞花序（helicoid cyme），如勿忘草（*Myosotis sylvatica*）等。

2. 二歧聚伞花序

二歧聚伞花序（dichasium）也称岐伞花序，是主轴顶端花下分出两个分枝，如此反复分枝（图 5－12），如大叶黄杨（*Euonymus japonicus*）。

3. 多歧聚伞花序

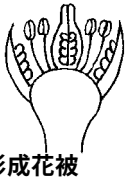
多歧聚伞花序（pleiochasium）主轴顶花下分出 3 数以上的分枝，各分枝又形成一小的聚伞花序（图 5－12），如京大戟（*Euphorbia pekinensis*）。多歧聚伞花序因花梗短而密集称密伞花序，如泽漆（*Euphorbia helioscopia*），多歧聚伞花序对生，又有多个对生成轮形的情况下称轮伞花序，如细叶益母草（*Leonurus japonicum*）。

花器官发育的 ABC 模型

花是植物发育过程中的重要结构，它们的形态、发育过程以及对传粉的适应性使其成为进化上极为成功的范例。人们早就发现有些植物的花中第三轮器官（雄蕊）变异成为花瓣的现象。

1991 年，Coen 和 Meyerowitz 等根据在金鱼草（*Antirrhinum majus*）和拟南芥（*Arapidopsis thaliana*）中一系列与花器官发育相关的突变体研究，提出了基因控制花器官形态发生的 ABC 模型。根据此模型，萼片、花瓣、雄蕊与雌蕊 4 轮花器官受到 3 组基因 A，B，C 的控制，A 基因单独表达决定萼片的形成，A 基因和 B 基因同时表达形成花瓣，B 基因和 C 基因同时表达形成雄蕊，而 C 基因的表达决定雌蕊的发育。在这个模型中，A 基因和 C 基因相互颉抗，当基因 C 突变后，A 基因在整个花中得以表达，相反亦然。如果基因 A，B 或 C 中的一组缺失，则导致花器官错位发育。该模型不仅可以很好地解释野生型花的发育和各种同源异型突变体形成的原因，而且它又是一个可供检验的实验模型，可以用于推测多个基因突变时的发育情况。表 5－2 表示了 ABC 基因表达与各轮花部器官发育的相互关系。

表 5－2 3 组同源异型基因与花器官发育的关系

突变体的基因表达		花器官特征及图解
野生型	A 基因 B 基因 C 基因 花器官轮 1 2 3 4 萼片 花瓣 雄蕊 雌蕊	野生型 正常的花
A 基因突变失去活性，C 基因在第一、二轮花器官中异位表达	A 基因 B 基因 C 基因 花器官轮 1 2 3 4 雌蕊 雄蕊 雄蕊 雌蕊	A 基因突变  不形成花被
B 基因突变失去活性	A 基因 B 基因 C 基因 花器官轮 1 2 3 4 萼片 萼片 雌蕊 雌蕊	B 基因突变 花瓣的位置上长出萼片，雄蕊的位置上长出雌蕊
C 基因失去活性，A 基因在第三、四轮花器官中异位表达	A 基因 B 基因 C 基因 花器官轮 1 2 3 4 萼片 花瓣 花瓣 萼片	C 基因突变 雄蕊的位置上长出花瓣，雌蕊的位置上长出萼片

参考文献

1. 刘良式等．植物分子遗传学．北京 科学技术出版社，1996

2. Campbell. Biology. 4th Edition. California：The Benjamin/Cummings Company，1996

（方瑾　北京师范大学生命科学学院　副教授）

第三节　花药与胚珠的发育及配子体的形成

一、花药的发育和雄配子体的形成

花药是雄蕊产生花粉的结构，一般被子植物的花药有 4 个花粉囊，花粉囊由花粉囊壁包围，内部含有大量花粉（图 5－13），左右两侧花粉囊之间是薄壁细胞构成的药隔，药隔中的维管束与花丝维管束相连。当花粉成熟时，药隔每一侧的两个花粉囊相互连通。

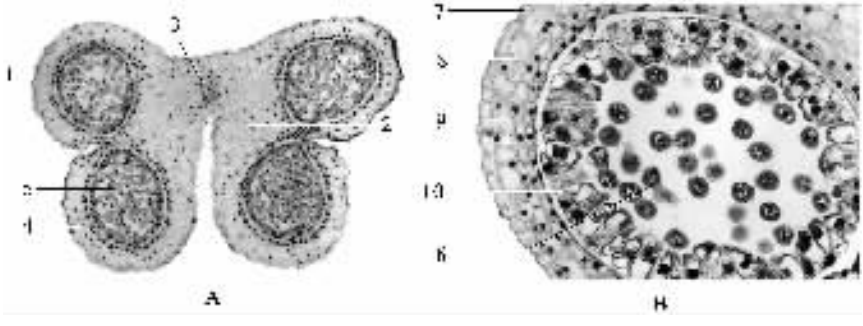


图 5－13　花药的结构（自周仪）

A. 百合花药横切面　　B. 百合花药的一个花粉囊

1. 花粉囊　2. 药隔　3. 维管束　4. 花药壁　5. 小孢子　6. 花粉母细胞

7. 表皮　8. 药室内壁　9. 中层　10. 绒毡层

（一）花药的发育

在花器官发生过程中，雄蕊原基由顶端分生组织产生，并由此产生四棱形的花药原始体。在花药原始体的 4 个角隅处的表皮下形成孢原细胞（archesporial cell）。孢原细胞核较大，细胞质浓。由孢原细胞进行平周分裂，形成两层细胞，外层为初生壁细胞（primary parietal cell），此层细胞以后参与花粉囊壁的发育，内层是造孢细胞（sporogenous cell），以后发育成花粉母细胞（图 5－13 B，图 5－14），后者进一步发育形成花粉。花药原始体中部的细胞将发育形成药隔和维管束。

初生壁细胞进行数次平周分裂，形成 3 层或更多层细胞，连同其外的表皮，共同组成花药壁（花粉囊壁）。花药壁自外向内有以下层次：表皮（1 层细胞）、药室内壁（endothecium）（1 层细胞）、中层（middle layer）（1 ～3 层细胞）和绒毡层（tapetum）（图 5－13）。各层的结构与功能如下。

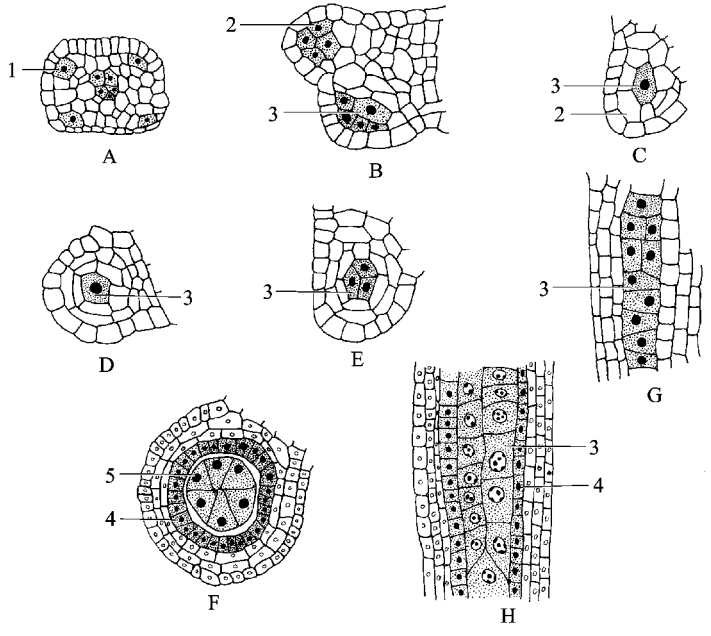


图 5－14 小麦花药的发育各期（自李杨汉）

A. 花药横切面，表皮下有孢原细胞 B. 孢原细胞分裂成初生壁细胞和造孢细胞

C～F. 花药壁的发育与花粉母细胞的形成 G，H. 花药纵切

1. 孢原细胞 2. 初生壁细胞 3. 造孢细胞 4. 绒毡层 5. 花粉母细胞

1. 表皮

外切向壁外有薄的角质层，有些植物花粉囊壁的表皮上有毛绒或气孔。

2. 药室内壁

在花粉母细胞阶段，药室内壁细胞中常贮有淀粉粒。在多数植物中，药室内壁在发育的晚期其内切向壁、横壁会出现沿径向方向排列纤维状的细胞壁加厚带，因此这时的药室内壁亦称纤维层（fibrous layer），此加厚条带为纤维素性质的，成熟时含有木质素（图 5－15）。在上、下两个花粉囊之间的交界处，有几个不加厚的细胞，称唇细胞，花药成熟时由此处开裂。由于在一些闭花受精的植物或顶孔开裂的植物中，药室内壁不发育出加厚带，因此过去认为这些细胞壁的纤维状加厚带和唇细胞可能与花药的开裂有关。近年来利用分子生物学技术对拟

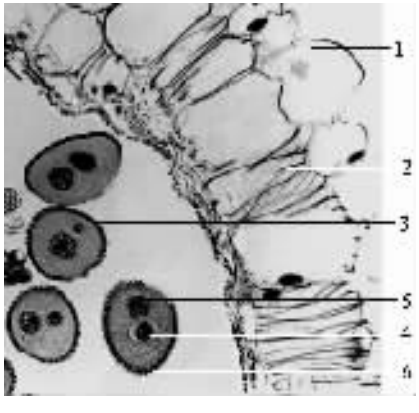


图 5－15 百合花粉成熟时的花药壁与花粉粒（自周仪）

1. 表皮 2. 纤维层 3. 花粉粒

4. 生殖细胞 5. 营养核 6. 花粉壁

南芥和烟草的研究表明,在邻近两个药室之间的隔片(septum)或环形细胞团(circular cell cluster)的分化和解体导致花药的开裂,花粉散出,因此有关药室内壁的功能尚需进一步的研究。

3. 中层

通常由 1 ~ 3 层细胞组成,细胞中常富含淀粉。在花药发育过程中,中层逐渐解体,花药成熟时中层多已消失。

4. 绒毡层

花粉囊壁的最内层,一般由 1 层细胞组成。其细胞较大,细胞质浓厚,含有丰富的 RNA 和蛋白质,还富含油脂和类胡萝卜素等。在花药发育的早期,绒毡层细胞是单核的,在小孢子母细胞减数分裂前后,绒毡层细胞核分裂常不伴随新壁形成,成为 2 核或多核的细胞。绒毡层具有分泌细胞的特点,在小孢子形成前后绒毡层细胞分泌功能旺盛,在四分体时期或小孢子时期出现退化的迹象,以后逐渐解体,到花粉成熟时绒毡层已完全解体。

根据绒毡层解体过程的形态变化,将绒毡层分为分泌绒毡层(secretory tapetum)又称腺质绒毡层(glandular tapetum),如百合;变形绒毡层(amoeboid tapetum),如棉。前者在发育过程中绒毡层在原位解体,后者在发育中较早地发生内切向壁和径向壁溶解,原生质体逸出进入花粉囊中,分散在小孢子之间,彼此融合成多核的原生质团。

绒毡层对花粉发育有重要作用,可以向发育中的花粉提供营养物质;分泌胼胝质酶溶解四分体的胼胝质壁,使小孢子从四分体中释放出来;合成孢粉素,对花粉外壁的形成有一定的作用;还有证据表明,在一些植物中绒毡层还合成花粉外壁蛋白,这些蛋白质与花粉和柱头的识别作用有关;此外,花粉壁外的一些脂质物质也来自于绒毡层。因此,绒毡层发育或解体过程如出现异常,会导致花粉败育。

在花粉成熟时,花药壁仅存表皮和药室内壁,有些植物的表皮也破损仅余残迹。

(二) 小孢子的产生

花药中的造孢细胞呈多角形,在多数植物中,造孢细胞进行几次有丝分裂,产生更多的造孢细胞,在最后一次有丝分裂后,发育形成了小孢子母细胞(microspore mother cell),也称花粉母细胞(pollen mother cell)。小孢子母细胞体积较大,核大,细胞质浓厚,渐渐分泌出胼胝质的细胞壁,并开始进行减数分裂。在减数分裂开始前,小孢子母细胞核中的 DNA 已复制,小孢子母细胞经过两次连续的细胞分裂,染色体数目减半,形成 4 个单倍体的细胞,称小孢子(microspore)。最初形成的 4 个小孢子集合在一起,称四分体(tetrad)。以后,四分体的胼胝质壁溶解,小孢子彼此分离。

(三) 花粉(雄配子体)的发育

花粉(pollen)是被子植物的雄配子体。小孢子是雄配子体的第一个细胞,是尚未成熟的花粉粒,也叫单核花粉。刚从四分体中释放出的小孢子体积较小,无明显的液泡,细胞核位于中央,以后逐渐形成液泡,细胞核偏向小孢子的一边,使小孢子具有了极性。有些植物的小孢子要经过几天、数周或数月的静止期后再进一步

发育。某些早春开花的木本植物如连翘(*Forsythia suspensa*)在初秋就已形成小孢子,发育停滞处于休眠状态,到冬季结束时才继续发育。

小孢子长大后,进行一次不等的有丝分裂,形成了两个细胞,称为 2 细胞花粉(pollen)。由于小孢子具有极性,花粉中的 2 个细胞 1 个大 1 个小,大的称营养细胞(vegetative cell),小的为生殖细胞。营养细胞继承了小孢子的大部分细胞质与细胞器,初期含有大液泡,随花粉发育成熟,营养细胞中的液泡逐渐变小,同时积累了很多营养物质。由于营养细胞与花粉管的生长有关,也称为管细胞(tube cell)。生殖细胞最初呈凸透镜形状,贴在花粉壁上,与营养细胞相邻的细胞壁为很薄的胼胝质壁(图 5-16)。以后生殖细胞向营养细胞质中延伸,渐渐脱离花粉壁,与此同时壁物质逐渐消失,生殖细胞成为圆形的裸细胞,浸没于营养细胞质之中。以后圆形的生殖细胞形状发生变化,最后变成纺锤形或长椭圆形(图 5-17,图 5-19)。

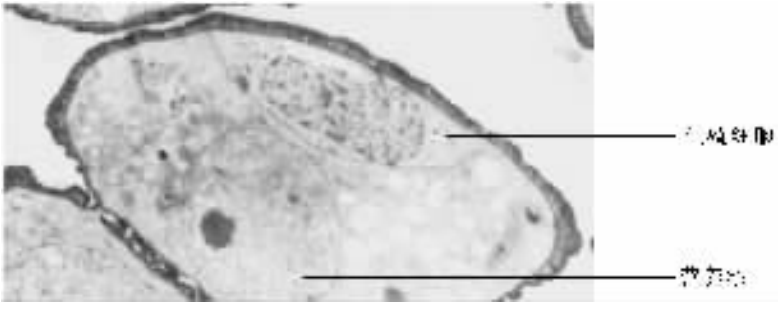


图 5-16 白芨(*Bletilla striata*)2 细胞花粉
示生殖细胞凸透镜状态,紧贴花粉粒

大约 70% 的被子植物花粉成熟时仅有 2 个细胞构成,称 2 细胞花粉。其余 30% 的被子植物的花粉在成熟以前,生殖细胞还要再分裂一次,形成两个精细胞(精子),称 3 细胞花粉。2 细胞花粉中,生殖细胞在花粉管中分裂形成 2 个精子(图 5-17)。

(四) 成熟花粉的结构与功能

花粉是被子植物产生精子并运载雄配子进入雌蕊的胚囊中,以实现双受精的载体。

1. 花粉粒的形态

被子植物的花粉粒直径多在 15 ~ 20 μm 之间。南瓜属花粉的直径可达 200 μm 以上。花粉粒的形状也有多种(图 5-18)。花粉表面还具有萌发孔(aperture),是花粉壁薄弱的区域,与花粉的萌发有关,长的称为沟(colpus),短的称为孔(pore)。在不同植物中萌发孔的数目、形状、在花粉粒上的位置等都有很大差异 此外,花粉表面的形态也有多种变化,有光滑的、具疣的、具刺的、具条纹的、具网的等等。上述特征在植物中有较强的种属特异性,被用来研究植物的系统分类、演化、地理分布等,并由此发展成一门独立的学科,称为孢粉学(palynology)。

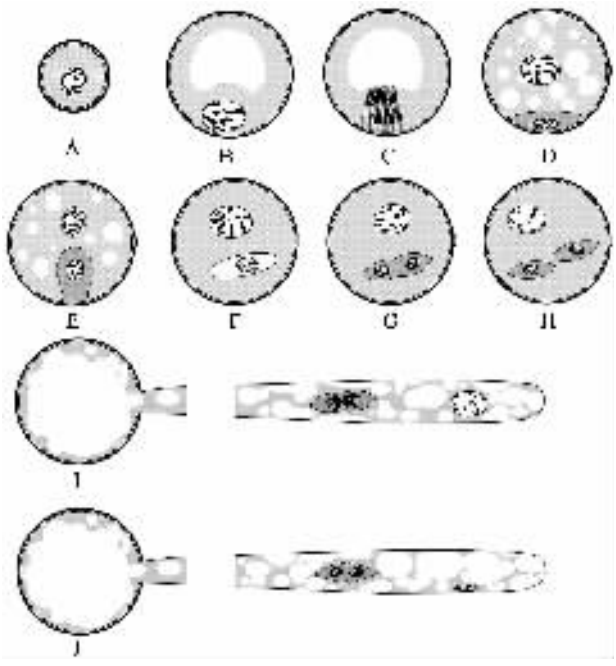


图 5－17　被子植物花粉发育过程图解(自 Maheshiwari)

A. 早期的小孢子　B. 液泡期的小孢子　C,D. 小孢子经有丝分裂形成 2 细胞花粉　E,F. 2 细胞花粉的发育　G,H. 花粉粒中的生殖细胞分裂形成 2 个精子,成为 3 细胞型花粉　I,J. 2 细胞型的花粉在萌发后,生殖细胞进入花粉管中分裂形成 2 个精子

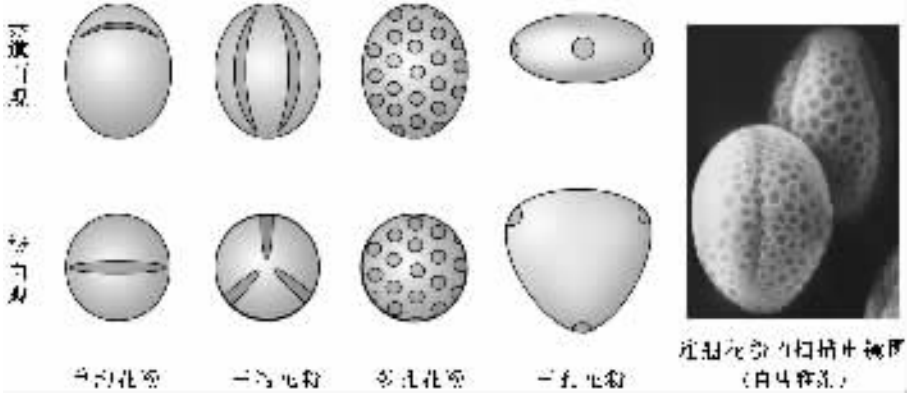


图 5－18　花粉粒的形态

2. 花粉粒的结构

(1) 花粉壁　花粉壁分为花粉外壁(extine)和花粉内壁(intine)2 个部分(图 5－19)。花粉外壁较厚,主要成分是孢粉素,质地坚硬,能抗酸、碱和抗生物分解,因此可在地层中找到古代植物遗留的花粉。花粉外壁的孢粉素物质来自于绒毡层,外壁的腔中还有由绒毡层合成的蛋白质、脂质和酶,其中一些蛋白质与花粉

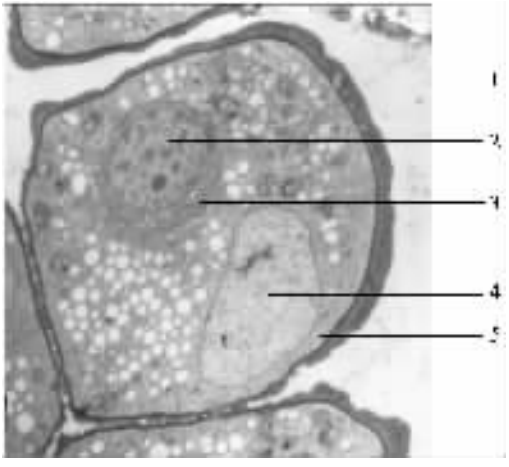


图 5－19 白芨(*Bletilla striata*)的花粉粒的一部分
1. 花粉壁 2. 生殖细胞细胞核 3. 生殖细胞细胞质
4. 营养细胞细胞核 5. 营养细胞细胞质

和柱头间的识别反应、人对花粉的过敏反应有关。花粉内壁的主要成分是纤维素和果胶质,内壁也含有蛋白质,其中一些蛋白质是水解酶类,与花粉萌发及花粉管穿入柱头有关,也有一些蛋白质在受精的识别过程中起作用。

(2) 营养细胞 营养细胞与生殖细胞来自于同一细胞,但却出现了明显的分化(图 5－19)。营养细胞占据了花粉的大部分体积,细胞质中细胞器数量较多,细胞核结构松散,染色较浅。花粉成熟时,营养细胞中贮有大量的淀粉、脂肪等,还有各种酶、维生素、植物激素、无机盐等。

(3) 生殖细胞 在 2 细胞型的成熟花粉粒中生殖细胞多为纺锤形的裸细胞,细胞核相对较大,核内染色质凝集,具 1 ~ 2 个核仁,细胞质很少,其中有线粒体、高尔基体、内质网、核糖体和微管等细胞器。在多数植物中生殖细胞内无质体,如棉、番茄等,少数植物的生殖细胞有质体,如天竺葵(*Pelargonium hortorum*)等。质体的有无可能会影响某些存在于质体的细胞质遗传基因的传递。生殖细胞中的微管与细胞的长轴平行,微管与维持生殖细胞的形状有关。

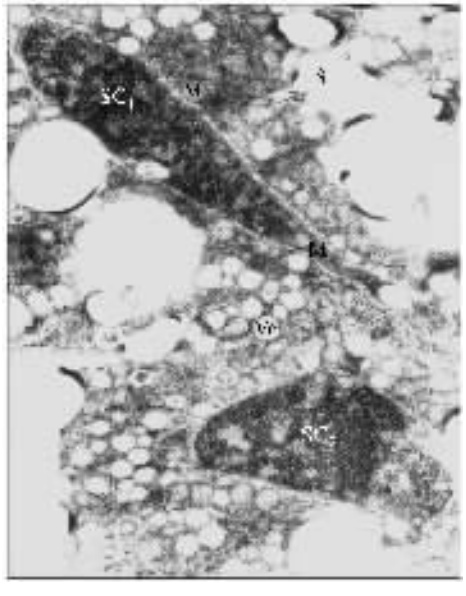


图 5－20 小麦成熟花粉粒中的一对精子(自胡适宜)
S. 淀粉粒 M. 线粒体 SC_1,SC_2. 精子 Ve. 小泡

（4）精子　在3细胞成熟花粉中，生殖细胞经有丝分裂形成了一对精子（图5－20）。精子也是裸细胞，有纺锤形、球形、椭圆形、蠕虫形、带状等不同形状。精子具有很少的细胞质，有线粒体、高尔基体、内质网、核糖体等细胞器。

1984年，利用连续超薄切片和计算机三维重组技术在研究白花丹（*Plumbago zeylanica*）的花粉粒中，发现一对精子在形状、大小与细胞器的数量上有所不同，大的精子称Svn，或称精子Ⅰ，与营养核紧密联结；小的精子称Sua，也称精子Ⅱ，不与营养核联结。这种来自于同一生殖细胞的一对姐妹精细胞之间的差异称为精子异型性（又称二型性）。在甘蓝（*Brassica oleracea*）、菠菜（*Spinacia oleracea*）等植物中也发现了精子异型性现象。定量细胞学的研究发现白花丹的一对精子之间在线粒体和质体的数目上有明显的差异（表5－3）。

表5－3　几种植物中一对精子线粒体和质体的数量/个（一个细胞，平均值）

植物种类	线粒体		质体	
	Svn	Sua	Svn	Sua
白花丹	256.18	39.81	0.45	24.31
油　菜	23.43	6.43	—	—
甘　蓝	13.20	9.80	—	—
菠　菜	20.30	24.70	—	—

（5）雄性生殖单位　Russell（1981）等发现白花丹花粉粒中2个精细胞联结在一起，以胞间连丝相沟通，共同包围在营养细胞的细胞质中。精子Ⅰ较大，环绕营养核，并穿入营养核的内部（图5－21），在油菜（*Brassica campestris*）、甘蓝等植物中也有相似的结构。对此，Dumas（1984）提出：被子植物在精细胞与营养核之间和一对精细胞之间存在物理上的联结（physical association）与结构上的连接（structural connection），并将这种结构单位称为雄性生殖单位（male germ unit，简称MGU），

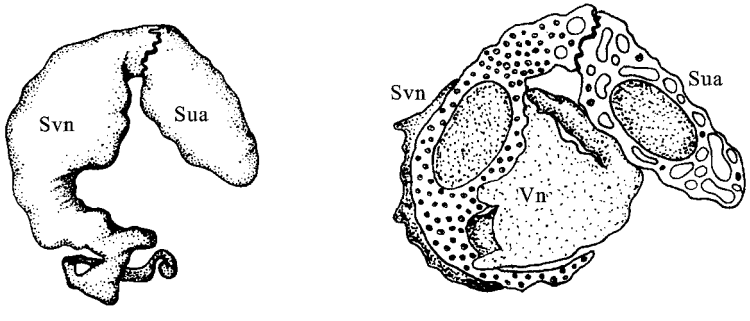


图5－21　白花丹的雄性生殖单位三维重构图解（自Russell）

A. 2个不同的精子　B. 雄性生殖单位

Vn. 营养核　Svn. 精子Ⅰ　Sua. 精子Ⅱ

以后在2细胞花粉中也发现了生殖细胞与营养核间有类似的结构，也称之为MGU。

雄性生殖单位是否在被子植物中普遍存在还有待于广泛的研究，推测其作用可能是作为传递精细胞的装置，能使精细胞准确地到达雌性的靶细胞。

3. 成熟花粉的成分

成熟的花粉粒含水量较少，贮藏了大量的营养物质，不仅有大量的蛋白质、糖、脂质等，还含有较多的微量元素、维生素等，这些贮藏物质为花粉的萌发与花粉管生长提供了物质与能量的储备，也为传粉动物提供了食物。花粉的营养丰富，可被人类利用作为营养品。也有些花粉是有毒的，有些花粉有致敏性，能引起一些人的过敏症，如豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)、蒿属(*Artemisia*)的花粉。

二、胚珠的发育与雌配子体的形成

(一) 胚珠

胚珠(ovule)包被在被子植物雌蕊的子房中，一般沿心皮的腹缝线着生，胚珠具有珠被(integument)一或二层，包围珠心(nucellus)，在胚珠顶端形成一开口，称珠孔(micropyle)，胚珠以珠柄(funiculus)和胎座相连，珠柄中有维管束，沟通子房与胚珠。珠被、珠心、珠柄相结合的部位称合点(chalaza)(图5-22)。

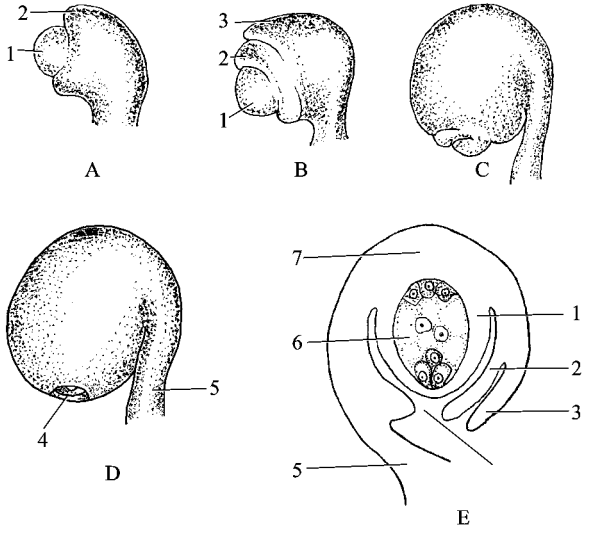


图5-22 胚珠的结构与发育

A～D. 胚珠的发育过程 E. 胚珠的内部结构

1. 珠心 2. 内珠被 3. 外珠被 4. 珠孔 5. 珠柄 6. 成熟胚囊 7. 合点

幼小的子房中，心皮腹缝处子房壁内表皮下的细胞分裂增生，产生一团细胞，这就是胚珠原基，原基的基部成为珠柄，前端发育形成珠心。在珠心基部外围有些

细胞分裂快，很快形成了包围在珠心周围的珠被，顶端留下了珠孔。单珠被的胚珠以这样的方式发育。在有些植物如百合中，可产生内珠被（inner integument）和外珠被（outer integument），其外珠被是在内珠被发生以后以同样的方式在其外方发生的。在一部分植物中仅有一层珠被（图 5－22）。

由于胚珠在发育过程中各部分的细胞分裂和生长速率不同，形成了不同类型的胚珠（图 5－23）。如各部分生长均匀的胚珠，珠孔、合点与珠柄连成一条直线，称直生胚珠（orthotropous ovule），荞麦（*Fagopyrum esculentum*）的胚珠属此类；胚珠呈 180°倒转，珠孔靠近珠柄的胚珠称倒生胚珠（anatropous ovule），这种胚珠的珠柄多与外珠被愈合，形成向外突起的珠脊（raphe），大部分被子植物的胚珠是倒生胚珠；还有一些植物的胚珠介于以上二类之间（图 5－23）。

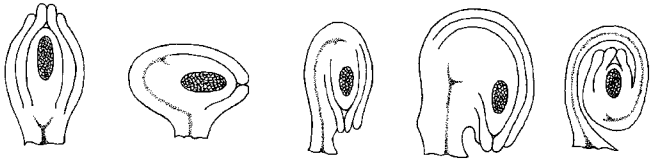


图 5－23　胚珠的类型（自陆时万等）

A. 直生胚珠　B. 横生胚珠　C. 倒生胚珠　D. 弯生胚珠　E. 拳卷胚珠

（二）胚囊（雌配子体）的结构与发育

珠心相当于被子植物的大孢子囊，在珠心中产生大孢子母细胞（megaspore mother cell），并经减数分裂产生大孢子（megaspore），由大孢子发育形成胚囊，胚囊是被子植物的雌配子体，其内产生雌配子——卵。

1. 大孢子的发生

胚珠的珠心是由一团薄壁组织细胞组成的，在早期的珠心中产生 1 孢原细胞，其体积较大，细胞质浓厚，细胞核明显。在一些植物中，孢原细胞经一次平周分裂，形成一个大孢子母细胞和一个周缘细胞，周缘细胞有丝分裂形成多层珠心细胞。有些植物的孢原细胞直接发育形成大孢子母细胞。大孢子母细胞经减数分裂形成大孢子。

被子植物大孢子母细胞减数分裂产生大孢子或大孢子核的方式有 3 种：

（1）大孢子母细胞经减数分裂后形成 4 个单倍体的大孢子，大孢子呈直线形排列，这 4 个大孢子中仅有 1 个参加胚囊的发育，其余 3 个退化。这种方式产生的胚囊称单孢子胚囊（图 5－24）。

（2）大孢子母细胞在减数分裂的连续两次分裂中，只发生细胞核的分裂，不进行细胞质分裂，形成 4 个单倍体的大孢子核，这 4 个大孢子核都参与胚囊的发育。这种胚囊称四孢子胚囊（图 5－24）。

（3）大孢子母细胞在减数分裂的第一次分裂后就发生细胞质分裂，形成 2 个单倍体的细胞，其中一个（多为珠孔端的）退化，另一个单倍体细胞进行减数分裂

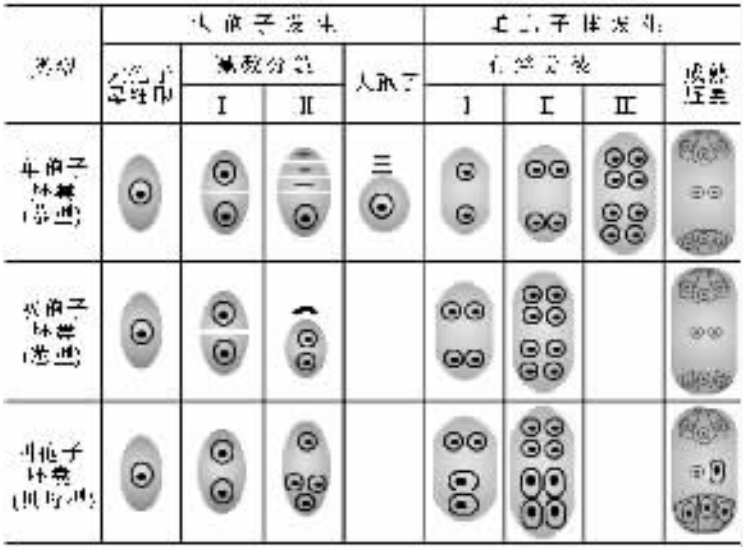


图 5－24　单孢子胚囊、双孢子胚囊与四孢子胚囊发育的模式图

的第二次分裂，但不进行胞质分裂，形成 2 个单倍体的大孢子核，由这 2 个大孢子核参加胚囊的发育，属双孢子胚囊（图 5－24）。

2. 胚囊（雌配子体）的发育

大约 70% 的被子植物胚囊的发育方式是单孢型，由于单孢型胚囊首先在蓼科植物中发现，因而也称蓼型胚囊，小麦、水稻、油菜等植物均为蓼型胚囊，其发育过程如下：

大孢子母细胞减数分裂后形成 4 个大孢子，呈直线排列，其中合点端的 1 个细胞发育，体积增大，其余 3 个都退化。这个增大的大孢子是胚囊的第一个细胞，也称单核胚囊。大孢子增大到一定程度时，细胞核有丝分裂 3 次，不发生细胞质分裂，经 2 核、4 核与 8 个游离核阶段，然后产生细胞壁，发育成为成熟胚囊。

在 8 个游离核阶段，胚囊两端最初各有 4 个游离核。以后各端都有 1 核向中部移动，当细胞壁形成时，成为 1 个大的细胞，称中央细胞（central cell），其中有 2 个核，称极核（polar nuclei），珠孔端所余的 3 个核，其周围的细胞质中产生细胞壁，形成为 3 个细胞，其中一个是卵（egg），另 2 个是助细胞（synergid），由卵与 2 个助细胞组成了卵器（egg apparatus）。在合点端的 3 个核周围的细胞质也产生细胞壁，形成 3 个反足细胞（antipodal cell）。这样，就形成了具有 7 个细胞，8 个核的成熟胚囊，即雌配子体（图 5－25）。

3. 被子植物胚囊发育类型的多样性

单孢型、双孢型与四孢型胚囊在后来的发育中依植物种类不同，各自有一些不同的发育特点，形成了多种不同类型的胚囊，被子植物的胚囊发育类型多达十余种。这里以百合为例介绍四孢型胚囊中的贝母型胚囊。百合胚珠的珠心仅具有一

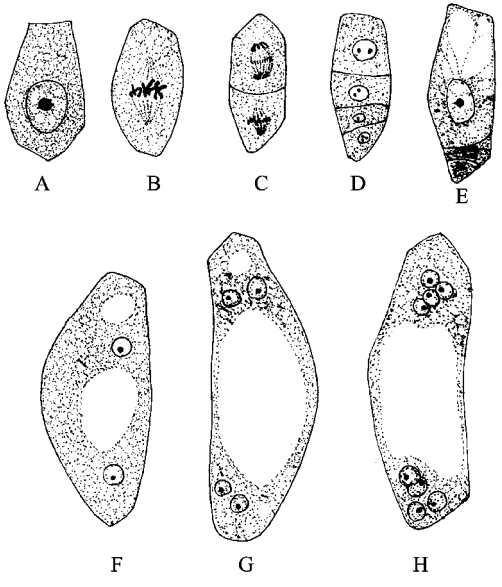


图 5－25　蓼型胚囊的发育(自 Walker)

A ~ D. 大孢子母细胞经减数分裂形成 4 个大孢子

E. 合点端的大孢子发育,珠孔端 3 个大孢子退化

F ~ H. 功能大孢子核经三次分裂形成 8 个游离核

层细胞,胚囊体积较大,其配子体发育进程与其花蕾发育的外部形态特征有一定的相关性,便于研究,因而百合是植物生殖生物学研究的好材料。

百合大孢子母细胞减数分裂形成 4 个大孢子核,最初呈直线排列,随后 3 个核移向合点端,一个核留在珠孔端。这两组核随之进行有丝分裂。在有丝分裂的中期,合点端 3 个核所形成的纺锤体、染色体合并,继续完成有丝分裂,形成了两个 3 倍体的游离核,这两个核体积较大,形状不规则;在珠孔端的 1 个核经正常的有丝分裂形成两个体积相对较小的单倍体核。在以后的发育中,这 4 个核各进行一次有丝分裂,形成 8 核胚囊,并进一步发育形成与蓼型胚囊形态相同的 7 个细胞 8 个核的成熟胚囊(见彩色插图Ⅲ)。与蓼型胚囊不同的是贝母型胚囊的反足细胞与 1 个极核都是 3 倍体的。

4. 成熟胚囊的结构与功能

被子植物的胚囊是雌配子体,能产生雌配子。大多数植物的成熟胚囊有 7 个细胞,其精细结构和特点如下。

(1) 卵　呈洋梨形,大液泡在珠孔端,卵核在合点端,电镜的观察表明,成熟的卵细胞合点端细胞壁消失或不连续,与中央细胞间仅具有两层膜,此种结构与卵和中央细胞的受精有关(图 5－26)。卵细胞中细胞器数量相对较少,反映出卵细胞的代谢活动相对较弱。

(2) 助细胞　细胞核位于珠孔端,细胞质浓厚,液泡分布在珠孔端;在光学显微镜下观察助细胞的珠孔端有丝状的结构,称丝状器(filiform apparatus)。在电镜下,丝状器为细胞壁的内突生长,因而助细胞具有传递细胞的特点;成熟助细胞与

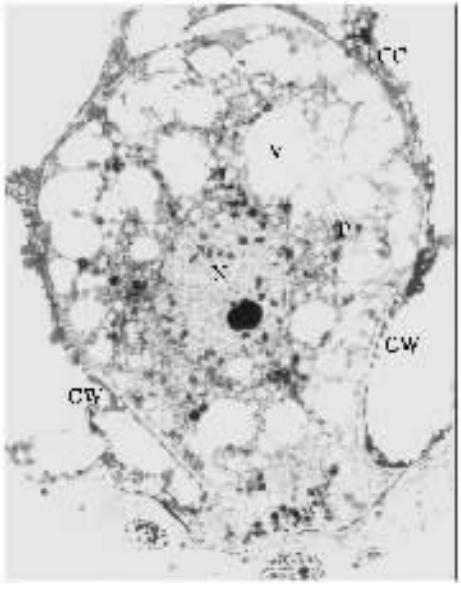


图 5－26 小麦成熟胚囊中的卵细胞(自胡适宜)
N. 细胞核 P. 质体 V. 液泡 CC. 中央细胞
CW 表示细胞壁,注意卵细胞在珠孔端 1/3 具有细胞壁,合点端 2/3 没有细胞壁

卵细胞一样的细胞壁在合点端也消失 助细胞中含有丰富的细胞器,是代谢活跃的细胞(图 5－27)。研究表明助细胞有分泌向化性物质吸引花粉管向胚囊生长和分

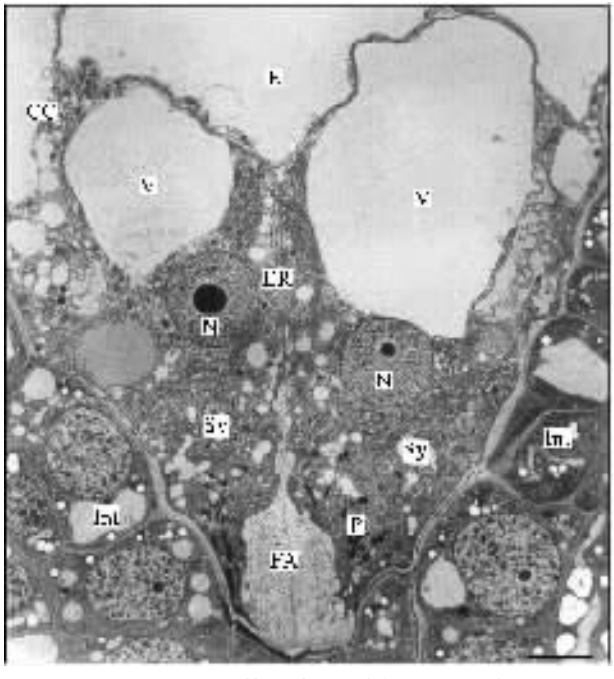


图 5－27 烟草的助细胞(自 Reghavan)
N. 细胞核 ER. 内质网 E. 卵细胞 V. 液泡 Sy. 助细胞
CC. 中央细胞 FA. 丝状器 Int. 珠被细胞

泌酶等作用，有助于花粉管及其内含物进入胚囊，助细胞还有从珠心等处吸收转运营养物质的功能。一般来说助细胞在受精前后解体。

（3）中央细胞　体积很大，具有大液泡，有 2 个极核。在受精前，有些植物的 2 个极核融为 1 个次生核。极核或次生核也将受精。卵、助细胞与中央细胞在结构与功能上有密切的联系，因此也有人将其称为雌性生殖单位（female germ unit，简称 FGU）（图 5－28）。

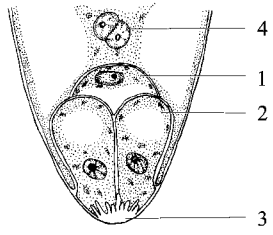


图 5－28　成熟胚囊的雌性生殖单位
1. 卵　2. 助细胞　3. 丝状器　4. 极核

（4）反足细胞　反足细胞有丰富的细胞器，说明是代谢活跃的细胞，有些植物的反足细胞具有内突生长的细胞壁，具有传递细胞的特点，表明有向胚囊转运营养物质的功能。大多数植物有 3 个反足细胞，有些植物的反足细胞还分裂成多个，如小麦有几十个，禾亚科的植物中，反足细胞的数目可达 100 多个。反足细胞也是短命的结构，在受精前后退化。

第四节　传粉与受精

当花的雌蕊和雄蕊，或两者之一发育成熟时，花被打开，雌雄蕊露出，花粉散放，完成传粉过程。传粉之后，发生受精作用，从而完成有性过程。

一、传粉

由花粉囊散出的花粉借助于一定的媒介力量被传送到同一花或另一花的柱头，这一过程称为传粉（pollination）。

（一）传粉的方式

自然界中普遍存在着自花传粉与异花传粉两种方式。

1. 自花传粉

花粉落到同一朵花的柱头上的过程称自花传粉（self－pollination）。这类植物的花常见下列特点：两性花，雌雄蕊同时成熟，柱头对接受自身花粉无生理上的障碍。有些植物是严格自花传粉的，大部分植物既可自花传粉又可异花传粉。

2. 异花传粉

一朵花的花粉落在另一朵花的柱头上的过程称异花传粉（cross－pollination）。有些植物是严格异花传粉的，这类植物往往对异花传粉有特殊的适应机制，常见的方式有以下几种：单性花；雌雄蕊不同时成熟，有的植物雄蕊先成熟，如兰科的许多植物，有的植物雌蕊先成熟，如多种风媒花植物；还有很多植物虽雌雄蕊同时成熟，但存在自交不亲和（见本节）的现象。

（二）传粉的媒介

花粉借助于外力被传送到雌蕊的柱头上。传送花粉的外力有风、动物、水等。

1. 风媒花

风媒花（anemophilous flower）的花粉散放后随风飘散，随机地落到雌蕊的柱头上。风媒花在长期的适应风媒传粉中形成了适应风媒传粉的特征，其花多密集成穗状花序、柔荑花序等，可产生大量的花粉，花粉粒体积小，质量小，较干燥，表面多较光滑，少纹饰。小麦、水稻等的雄蕊花丝细长，开花时花药伸出花外，随风摆动，有利于花粉散放。风媒花雌蕊柱头往往较长，呈羽毛等形状以便接收花粉。花被不显著或不存在。有些风媒植物是单性花或雌雄异株。一些木本的风媒传粉的植物往往在春季先叶开花，传粉过程不致被枝叶所阻挡，如杨属（*Populus*）。

2. 虫媒花

以昆虫为传粉媒介的花为虫媒花（entomophilous flower）。多数被子植物为此种传粉方式。传粉的昆虫有 蜂类、蝶类、蛾类、蝇类等。这些昆虫在花丛之间往来，在花朵上栖息，采食花粉或花蜜，在与花接触中将花粉从一朵花传到另一朵花，实现了传粉过程。

虫媒花多具备以下特点。

（1）多数具花蜜。蜜腺分布在花的一定部位，多在花的底部，有些植物的花被形成距，花蜜贮于其中。花蜜在外的花由蜂、蝇、甲虫等传粉，花蜜藏于花冠深处或距中的花由口器较长的蝶、蛾类传粉。

（2）虫媒花常具特殊的气味。不同的植物有不同的气味，吸引不同类型的昆虫。

（3）虫媒花往往花朵较大，花显著，有鲜艳的颜色，白天开花的植物花色可为红、黄、蓝、紫等色，夜间开花的植物花色多为白色，可为夜间活动的昆虫所识别。有些植物花朵虽然较小，但密集形成花序，十分显著，如紫丁香等。

（4）虫媒花的花粉粒往往较大，表面附有黏性物质，花粉外壁粗糙，常有刺突。不易为风吹散，易被虫体粘附。花与昆虫在长期的演化中，往往彼此适应，协同演化。

3. 鸟媒花

在美洲有一类小型的鸟类称蜂鸟（*Heliothrix* ），具有长喙，能吸食花蜜，传播花粉。鸟媒花（ornithophilous flower）与蜂鸟间在长期的演化中相互适应，形态结构多特化。

4. 水生的被子植物如苦草（*Vallisneria spiralis*）、金鱼藻（*Ceratophyllum demersum*）等借助于水力传粉。

传粉生物学研究进展

传粉(pollination)是指花粉从花药中散出,借助一定的媒介传送到柱头表面,继而萌发的过程。传粉生物学是研究与传粉事件有关的种种生物学特性及其规律的一门学科,是植物繁殖生态学和进化生物学关注的焦点之一。18 世纪后半叶 Kolreuter 和 Sprengel 相继发表了一系列昆虫传粉的文章和著作,标志着传粉生物学的诞生,他们也因此被誉为“传粉生物学之父”。此后尽管传粉生物学的研究出现了两次低谷,但 20 世纪 40 年代综合进化论的兴起使传粉生物学重新焕发了生机,在 H. G. Baker 和 V. Grant 等人的努力下,传粉生物学与进化的研究日趋综合(Lloyd 和 Barrett,1996)。

当花粉成熟后,植物需要通过花色、花冠形状、气味等性状吸引传粉者来访问。20 世纪 50 年代以来,人们对各种各样涉及生物传粉机制的综合特征(传粉综合征)进行了规律性的总结,如产生大量花蜜的红色管状花多由蜂鸟传粉等模式。在长期的进化过程中,植物已经形成了各种适应传粉者访问的花部结构,使得传粉者在访问过程中,既能将携带的花粉传递到柱头上,也能将花药中的花粉散布出去。传粉者不会无偿地为植物提供花粉传递服务,除了兰科植物的欺骗性传粉之外,植物通常都需要给传粉者提供报酬。花蜜和花粉是最主要的回报物质,此外,植物提供给传粉者的回报可能仅仅是栖息的场所、取暖的温室等等。

近年来,传粉生物学的研究集中在传粉生物学与交配系统的融合、泛化传粉与特化传粉系统的争论,以及对花部性状的重新解释(更加强调花的雄性功能)等方面。传统上,传粉生物学研究主要关注花的性状怎样影响了传粉者的行为和花粉传递效率,基本上不关心谁和谁交配;而交配系统的研究忽略了影响交配系统的花部机制,对包括传粉在内的生态学过程没有给予足够的重视。但是,由于植物的交配机会取决于花粉传递,传粉生物学研究对于揭示有花植物交配系统的进化是至关重要的。对基因流研究的重视,有助于传粉生物学和交配系统研究的融合。

大多数植物都是雌雄同花的。传统的观点认为鲜艳美丽的花朵可以吸引昆虫,既能带来花粉使胚珠受精,又能把花粉带给别的植物使它们的胚珠受精。但是,对两性花的这种解释现在看来不太完善。研究表明,植物在花上的资源投入主要目的是为了往外散出花粉,对自己接受花粉(胚珠受精)的影响较小。通常,传粉者访问一次就足使胚珠受精,而生产出来的花粉如果要完全扩散出去则需要传粉者的多次访问。所以,鲜艳美丽的花朵基本上可以看作是植物的雄性器官。基于这种认识,有越来越多的花部适应性状都从雄性功能的角度被重新赋予了新的、更多的含义。

多数植物与传粉媒介的关系都可以归结为泛化和特化两大类(Johnson 和 Steiner,2000)。泛化类型的植物,如伞形科植物,其复伞形花序上经常可以发现蜂、蝇、甲虫、蝴蝶等各种类型的昆虫。而特化类型的植物则只有单一的传粉者,如丝兰与丝兰蛾的传粉。长期以来,人们一直认为大多数被子植物的花都由特定类型的传粉者进行特化传粉。但是,分子技术的发展,使这一观点遭到强烈的挑战。即使是在榕树与榕小蜂这一被认为是高度特化的传粉系统中,研究人员也发现,同一种榕树在同一地点有几种不同的榕小蜂为其传粉,并且这些榕小蜂并非都是姊妹种(Molbo 等,2003)。现在,植物传粉系统的泛化与特化之争非常激烈。

参考文献

1. 郭友好. 传粉生物学与植物的进化. 见:陈家宽,杨继主编. 植物进化生物学. 武汉:武汉大学出版社,1994. 232 ~ 280

2. 黄双全,郭友好. 传粉生物学的研究进展. 科学通报,2000,45(2):225 ~ 237

3. 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京:科学出版社,2004

4. Johnson S D, Steiner K E. Generalization versus specialization in plant pollination systems.

Trends in Ecology & Evolution,2000,15:140~143

5. Lloyd D G,Barrett S C H. Floral Biology. New York:Chapman & Hall,1992

6. Molbo D,Machado C A,Sevenster J G,et al. Cryptic species of fig-pollinating wasps:Implications for the evolution of the fig-wasp mutualism,sex allocation,and precision of adaptation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2003,100:5867~5872

[张大勇(教授),廖万金(博士研究生) 北京师范大学生命科学学院]

二、受精作用

被子植物的受精作用包括花粉在柱头上的萌发,花粉管在雌蕊组织中的生长,花粉管进入胚珠与胚囊,花粉管中的两个精子与卵和中央细胞受精。

(一) 花粉粒在柱头上的萌发

柱头是花粉萌发的场所,也是花粉粒与柱头进行细胞识别的部位之一。花粉表面的蛋白质和柱头表膜的蛋白质的识别有关。亲缘关系过远或过近的花粉在柱头上不能萌发或萌发后花粉管不能进入柱头,或在花柱甚至是子房中受到抑制。

柱头有两种不同的状态,一种是湿润的,一种是干燥的。湿型柱头在传粉时表面有分泌物,分泌物中含有糖、脂质与酚类,柱头分泌物有粘住花粉的作用并为花粉提供萌发所需的物质。干型柱头在传粉时表面不具分泌物,其表面有一层亲水的蛋白质表膜覆盖在角质层外,花粉粒通过这层蛋白质薄膜和角质层的裂隙获得水分。花粉粒在柱头上吸水膨胀,在酶的作用下花粉内壁从萌发孔处向外突出,形成细长的花粉管。大多数花粉萌发时形成一条花粉管,具多个萌发孔的花粉粒可同时形成多条花粉管,如锦葵科植物,但最终只有一条花粉管能到达胚囊,其余的在中途停止生长。

(二) 花粉管在雌蕊组织中的生长

花粉管从柱头的细胞壁之间进入柱头,向下生长,进入花柱。

在空心的花柱内,花柱道表面有一层具分泌功能的细胞称通道细胞(channal cell),花粉管沿着花柱道,在通道细胞分泌的黏液中向下生长,如百合科等植物。在多数实心的闭合型花柱中,引导组织的细胞狭长,排列疏松,细胞质浓,高尔基体、核糖体、线粒体等较丰富,细胞间隙中充满基质,为果胶质。花粉管就在引导组织充满基质的细胞间隙中向下生长,如棉、白菜等。

花粉管壁包括果胶质的外层与胼胝质的内层,在光学显微镜下,生长中的花粉管末端为透明的半球形,有人称之为"帽区"。当人为地抑制花粉管生长时,这一透明的"帽区"便消失了,当生长恢复后,"帽区"又出现了,可见花粉管的生长是与末端的"帽区"有关的顶端生长。

花粉管末端生长点的长度约为 5 μm。在电镜下,可见其含有许多小泡,接近末端的部位,花粉管中有高尔基体、核糖体、微管等细胞器。高尔基体小泡在花粉管生长中起着向花粉管壁转运物质的作用(图 5-29)。

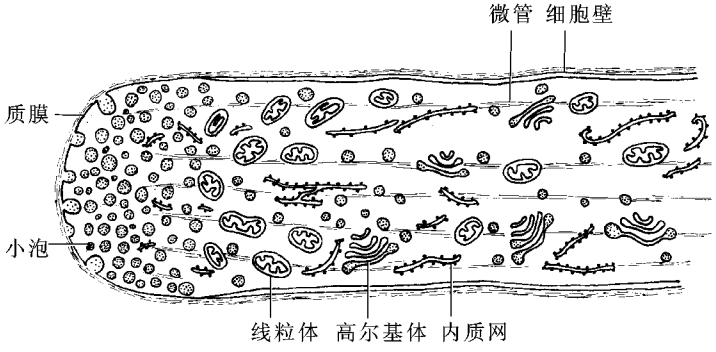


图 5－29　花粉管末端的超微结构图解(自 Mascarenhas)

在花粉管生长过程中,2 细胞花粉的生殖细胞进行有丝分裂,形成 1 对精子。由 1 对精子与营养核构成的雄性生殖单位作为一整体从花粉粒中移到花粉管的前端。

自交不亲和性

自交不亲和性(self incompatibility,简称 SI)特指雌雄蕊均可育的两性花植物在自花授粉后不能产生合子的现象,是一种重要的防止近亲繁殖,促进变异的遗传机制,也称种内不亲和性(intra-specific incompatibility)。

据估计大约一半以上的被子植物中都存在 SI 现象。大多数植物的 SI 在遗传上由具有复等位基因的单一位点即 S 位点(S alleles)的控制,一般将植物种群内该位点上的各等位基因分别称作 S_1,S_2,…,S_n 等。当花粉和雌蕊中所携带的 S 基因相同时发生不亲和反应。来自于同一植株的雌雄蕊,所携带的 S 等位基因组成相同;而不同植株所携带的 S 基因彼此之间两个等位基因可能相同、完全不同或有其中之一相同而另一个不相同。如有 A,B,C,D 4 个植株,植株 A 携带 S_1,S_2,来自于同一植株的花粉和雌蕊也携带 S_1,S_2,因此落到柱头上的花粉不能萌发;如果植株 B 也携带 S_1,S_2,其花粉落到植株 A 的柱头上也不能萌发生长;若植株 C 携带 S_3,S_4,其花粉落到植株 A 的柱头上就一定能够正常萌发生长;如果植株 D 携带 S_1,S_3,其花粉落到植株 A 的柱头上,则可能出现两种情况:一种是所有的花粉均不能萌发生长,另一种有一半携带有 S_3 的花粉能够正常萌发生长。显然前者是由产生花粉的植株,即由二倍孢子体的基因型决定,称孢子体自交不亲和性(sporophytic self-incompatibility,简称 SSI);后者由花粉本身,即单倍配子体的基因型决定,称配子体自交不亲和性(gametophytic self-incompatibility,简称 GSI)。SSI 的 S 基因产物在减数分裂前合成或由花药绒毡层细胞产生,分布在所有花粉的包被上;而 GSI 的 S 基因产物则在减数分裂后合成,仅分布在各自的花粉中(图 5－30)。

SSI 往往分布在比较进化的科中,如十字花科、石竹科和菊科。通常不亲和的花粉在柱头表面的萌发受到抑制。目前关于 SSI 分子生物学的研究集中在十字花科芸薹属植物(*Brassica*)中。已经发现在柱头细胞中特异存在,又与 S 位点相连锁的 S 位点糖蛋白(S－locus glycoprotein,简

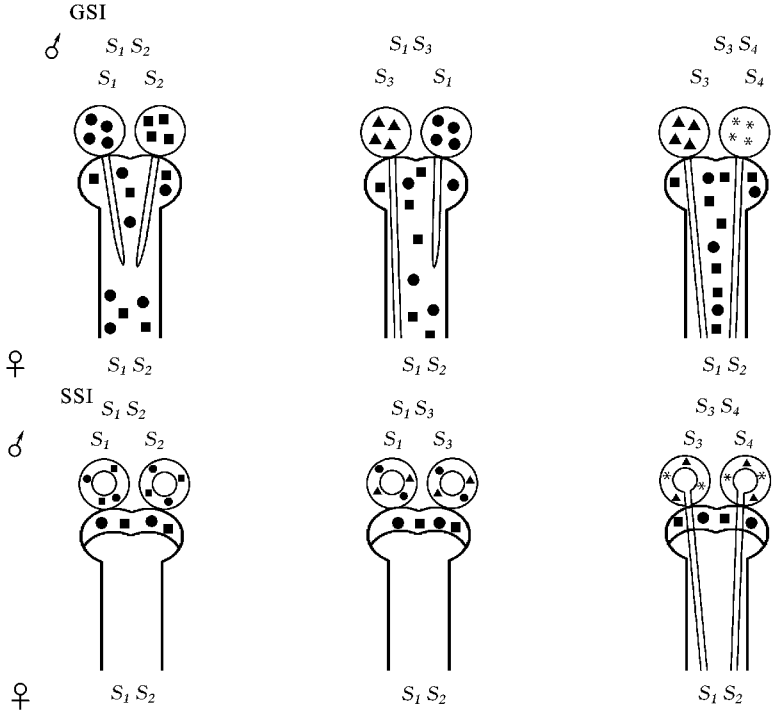


图 5-30 自交不亲和性图解(白晓光绘制)

●. S_1 基因表达产物 ■. S_2 基因表达产物 ▲. S_3 基因表达产物 ＊. S_4 基因表达产物

称 SLG)和 S 位点受体激酶(S-receptor kinase,简称 SRK)。SLG 编码一种分泌型糖蛋白,主要分布在柱头乳突细胞壁和胞间区,其表达时间与植物自交不亲和性反应的时间有关,在柱头表现自交不亲和性时,SLG 含量可达柱头总蛋白的 5%。SRK 编码的是一种跨膜的蛋白质激酶——S 受体激酶,这种蛋白激酶也在柱头上特异表达。现在已有充分的证据表明 SLG 和 SRK 就是控制芸薹属植物雌蕊特异性表型的 *S* 基因。除在雌蕊中发现了 *S* 基因外,近年来,在花粉中也分离到在花粉中特异表达的 *S* 基因,由于该基因所编码的蛋白质富含半胱氨酸,故将其称为 S 位点富含胱氨酸蛋白(S-locus systeine-rich protein,简称 SCR)。

大多数 SI 植物表现为 GSI,GSI 主要是由花粉管本身所形成的识别物质与雌蕊相互作用所导致的结果。通常不亲和的花粉可以在柱头上萌发,萌发后的花粉管在花柱中的生长受到抑制。利用分子生物学手段,人们首先在花烟草(*Nicutiana alata*)的花柱中分离到与 S 位点相连锁的花柱糖蛋白,并很快证明具有 RNA 酶的活性,故称之为 S-RNA 酶(S-RNase)。S-RNase 在雌蕊的柱头乳突细胞和花柱引导组织的细胞间隙中特异表达,其中以花柱上 1/3 处浓度最高,这里正是花粉管生长受到抑制的区域,其表达与花柱接受花粉的时间相一致,显然这与花粉管在花柱中生长受阻存在着明显的相关性。现在已从矮牵牛(*Petunia inflata*)和马铃薯(*Solanum buberosum*)等 GSI 植物中得到了 S-RNase 的同源基因。目前的研究证据表明 S-RNase 就是决定 GSI 的 *S* 基因。但至今尚未分离到花粉管中特异表达的 *S* 基因产物。

除了单一 S 位点控制的 SI 之外,在被子植物中还存在双位点控制的 SI 和四位点控制 SI,如禾本科植物的 SI 需要两个互不连锁的遗传位点 S 和 Z,只有当花粉和花柱的 S 和 Z 位点等位基因都相同时,自交才是不亲和的,显然多位点控制的 SI 效率较低,属于原始的类型。

在有些植物中，携带不同 *S* 等位基因的植株，其花的形态存在差别，主要表现为花柱和花丝的相对长度不同，称为异型自交不亲和性（heteromorphic self-incompatibility）。这类 SI 植物有 2 或 3 种类型的花，但每个植株只具有一种类型的花。如报春花（primula malacoides）有 2 种类型的花，一种是短花柱长花丝，另一种是长花柱短花丝，只有长花丝的花粉落到长花柱的柱头上，短花丝的花粉落到短花柱的柱头上，交配才是亲和的，反之，同一类型的花与自花的交配表现为不亲和性（图 5－31）。一般认为异型 SI 多属于 SSI。

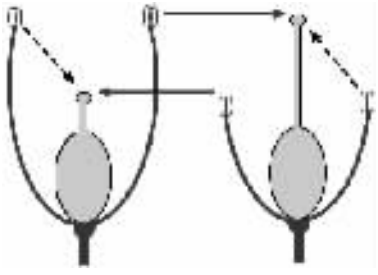


图 5－31　花的异形现象与不亲和性的关系
——→代表亲和的交配，------→代表不亲和的交配

目前关于 SI 的研究已深入到探索花粉与雌蕊间相互作用的分子机制方面，相信随着对 SI 机理的揭示，将为人类克服不亲和性，更好地利用和开发植物资源提供更多的技术手段和方法。

参考文献

1. 白书农．植物发育生物学．北京：北京大学出版社，2003. 144～147

2. 薛永彪，崔海洋，赖利．不亲和性与自交不亲和性及其分子基础．见：胡适宜，杨弘远主编．被子植物受精生物学．北京：科学出版社，2002. 128～141

3. 任东路，张燕生，薛勇彪．自交不亲和性的分子机制．见：李承森主编．植物科学进展．北京：高等教育出版社，1998. 95～106

4. Howell S H. Molecular genetics of plant development. Cambridge：Cambridge University Press，1998. 252～258

（刘宁　北京师范大学生命科学学院　副教授）

（三）花粉管到达胚珠进入胚囊

花粉管经花柱进入子房后通常沿子房壁或胎座生长，一般从胚珠的珠孔进入胚珠，这种方式称珠孔受精（porogamy）；少数植物如核桃（*Juglans regia*）的花粉管是从合点部位进入的，称合点受精（chalazogamy）；还有少数植物的花粉管从胚珠的中部进入胚珠，称中部受精（mesogamy）。花粉管进入胚珠后穿过珠心组织进入胚囊（图 5－32）。

花粉管怎样进入胚囊？以前使用光学显微镜的观察认为，花粉管进入胚囊有多种方式，而电子显微镜的观察都认为花粉管是从一个助细胞中进入胚囊的，这个助细胞在花粉管进入之前或刚刚进入时退化，表现为细胞体积变小，液泡崩溃，细胞器解体，质膜损坏，花粉管从其丝状器处进入胚囊。

花粉管为什么会向着胚珠及胚囊方向生长？在离体培养中，花粉管会向着有雌蕊组织的方向生长，雌蕊组织的提取物也有引诱花粉管的作用，说明花粉管的定向生长是一种向化性的生长。雌蕊组织的提取物加热后依然有吸引花粉管的作用，即向化性物质是热稳定性的。很多进一步的研究结果都支持向化性的物质与

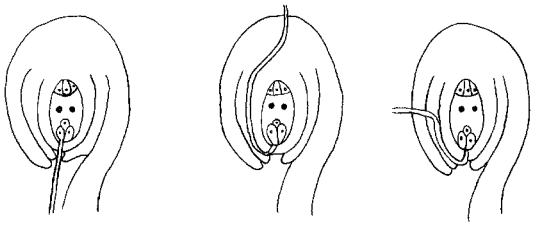


图 5－32 花粉管进入胚珠的方式(自周仪)

A. 珠孔受精 B. 合点受精 C. 中部受精

钙有关。在助细胞中的研究发现,助细胞具有很高的钙离子浓度,并形成以助细胞为中心的钙离子浓度梯度。花粉管在雌蕊中向钙离子浓度高的方向生长,最终到达胚珠,并从助细胞处进入胚囊。

(四) 双受精

双受精(double fertilization)是指被子植物花粉粒中的一对精子分别与卵和中央细胞极核的结合。受精卵将来发育成胚,受精极核将来发育成胚乳。双受精现象在被子植物中普遍存在。

花粉管进入助细胞后,花粉管顶端形成一孔,花粉管内容物从中释放,进入胚囊。进入胚囊的内容物包括一对精子、营养核和少量细胞质。

精子释放出来后移向助细胞的合点端,营养核留在后面。一对精子是在卵和中央细胞无细胞壁的部分分别与卵和中央细胞结合的。在不同植物中,精子细胞质能否进入卵中是有所不同的。超微结构的研究发现,在棉、大麦等植物中,精子的细胞质在受精时没有进入卵细胞,而是留在解体的助细胞中;在白花丹中,精子与卵以细胞融合的方式结合,精子的细胞质进入卵细胞质中。精子的细胞质是否进入卵细胞关系到父本细胞质遗传基因能否向下一代传递(图 5－33)。

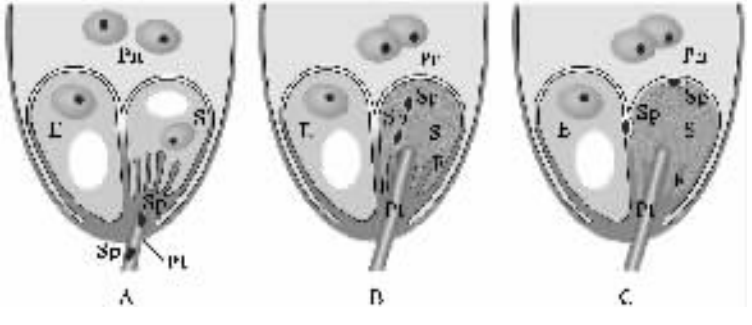


图 5－33 被子植物双受精

A. 花粉管进入助细胞 B. 助细胞退化,花粉管中的精子释出 C. 精子分别与中央细胞和卵融合

E. 卵 F. 丝状器 Pn. 极核 Pt. 花粉管 S. 助细胞 Sp. 精子

精核在卵中贴近卵核,以融合的方式进入卵核,精子的染色质在卵中分散,最终与卵的染色质混在一起,精核仁也与卵核仁融合,从而完成受精过程。精子的细

胞质是能进入中央细胞的，精核与 2 个极核或次生核（指两个极核融合的产物）融合形成初生胚乳核（亦称受精极核），在多数被子植物中，初生胚乳核和由此发育形成的胚乳是 3 倍体的。

从花粉落到柱头上到雌雄核融合所经历的时间因植物种类不同而异，短者仅用十余分钟，长者可达一年以上（表 5－4）。

表 5－4　几种植物受精所需的大致时间

植物名	受精所需时间	植物名	受精所需时间
橡胶草（*Taraxacum kok－saghyz*）	15 ~ 45 min	桃（*Prunus persica*）	20 ~ 24 h
水稻（*Orysa sativa*）	1 ~ 2 h	玉米（*Zea mays*）	25 ~ 26 h
小麦（*Triticum aestivum*）	1 ~ 4 h	甘蓝型油菜（*Brassica napus*）	40 h
向日葵（*Helianthus annuus*）	3 h	番茄（*Lycopersicon esculentum*）	50 h
燕麦（*Avena sativa*）	4 h	苹果属（*Malus*）	5 d
胡麻（*Sesamum indicum*）	6 ~ 12 h	秋水仙（*Colchicum autumnale*）	11 d
蚕豆（*Vicia faba*）	14 ~ 16 h	毛氏兜兰（*Paphiopedilum mandiae*）	140 d
陆地棉（*Gossypium hirsutum*）	20 ~ 24 h	欧洲榛（*Corylus avellana*）	3 ~ 4 月
烟草（*Nicotiana tabacum*）	24 ~ 36 h	栎属（*Quercus*）	12 ~ 14 月

双受精使单倍体的雌雄配子成为合子，恢复了 2 倍体的染色体数目；使父母亲本具有差异的遗传物质组合在一起，形成具有双重遗传性的合子，由此发育的个体有可能形成新的变异；在被子植物中胚乳也是经过受精的，多数被子植物的胚乳为 3 倍体，也具有父母亲本的双重遗传性，作为新一代植物胚的养料，能为之提供更好的发育条件与基础。双受精在植物界有性生殖中是最进化、最高级的形式。

精卵识别

细胞间的识别（recognition）是生物界普遍存在的现象。在植物界，例如嫁接中接穗与砧木之间能否愈合成一体，一种根瘤菌与某种豆科植物之间能否建立共生关系，都是在细胞识别的基础上决定的。

在被子植物受精过程中，花粉、雌蕊之间存在识别，这已是确定的事实。分别存在于花粉壁（包括外壁和内壁）及柱头表面和花柱中的蛋白质（糖蛋白）是识别的物质基础。花粉与雌蕊之间的反应导致花粉被接受或拒绝，这就是受精的配合前期表现的识别。

亲和性的传粉，花粉被接受，成功地萌发，花粉管生长经花柱到达胚囊，释放出精细胞，进入配子融合阶段。在雌、雄配子之间是否是通过识别而融合的呢？在动物界的答案是肯定的。在

动物受精的研究中已证明,雄性与雌性细胞之间相互识别,存在于精细胞与卵细胞表膜的糖蛋白在识别中起着非常重要的作用。在被子植物独特的双受精中,仅一个精细胞与卵细胞融合,而另一个精细胞与中央细胞融合,并导致形成两种产物——胚和胚乳。融合涉及一个花粉管中的一对精细胞,它们哪一个与卵融合,哪一个与中央细胞融合是预定的还是随机的,以及这两个精细胞之间是否有分化等问题尚待研究。由此看来,被子植物性细胞之间的识别,可能比动物及植物的低等类群更为复杂。精卵识别是了解受精机理的关键问题,也是当前植物生殖生物学研究的前沿课题。尽管由于雌雄配子深藏在母体组织内给研究上带来困难,但近十多年来应用细胞生物学和分子生物学的技术,研究已取得了一些进展,主要有下列两方面。

第一,精卵识别假说的提出。1987 年,Knox 和 Singh 对被子植物受精中雌雄配子融合的机制提出两种假说,即随机假说(chance hypothesis)和特异受体假说(specific receptor hypothesis)。随机假说意指精子与卵受精是随机结合,并且一个精细胞与卵结合后随即发生阻止多精入卵反应;特异受体假说则认为雌雄配子融合是由细胞表面特异的识别因子所预定的。在假定存在精子异形性(姊妹精细胞之间大小和含细胞器有差异)和倾向受精(即形态不同的姊妹精细胞与卵或与中央细胞融合是预定的)基础上,作者推导精卵的识别可能存在有 3 种模式:① 无特异性因子而随机结合;② 仅'真正'的精子(能与卵细胞结合的)具特异性决定因子,这种因子与卵细胞表膜上的相对应(互补);③ 两个精细胞表膜具有不同的表膜决定性因子,分别与卵细胞和中央细胞的表面特异性决定因子相对应。其后,Faure(1999)用融合的这 3 种模型更突出地阐明了雄配子表面的组分与雌配子之间的识别在决定随机或特异性结合中的作用。第一种模式,2 个雄配子具相同的形态和一样的表面成分(图 5-34A);第二种模式,假定 2 个雄配子的表面组分相同而形态不同(二型性),一个特定的雄配子预定与卵融合(图 5-34B);第三种模式,预定性的融合不在于两个雄配子在形态上是否有差异,而决定于它们之间是否具有不同的表面组分,分别与卵细胞和中央细胞表面的组分对应(图 5-34C)。在最后的一种模式中,多精入卵的阻滞可能是不重要的。

第二,精细胞表膜的特异性蛋白的研究。假设的几种精卵识别模式哪一种是正确的,必须开展性细胞表膜的细胞生物学及分子生物学的研究去判断。前面已提及,被子植物受精的识别首先发生在配合前期,花粉与雌蕊组织之间的识别。花粉壁、柱头表面及花柱引导组织存在的蛋白质,特别是糖蛋白与识别有关。对动物和低等植物大量的研究,已确定糖蛋白与配子识别密切相关。因此,研究被子植物精、卵细胞表膜的特异蛋白(包括糖蛋白)对于阐明识别的机理有着重要意义。20 世纪 90 年代以来,在研究精细胞表膜的特异蛋白方面取得了一些有意义的结果,下面仅举两例。① 用免疫化学方法的研究,发现了阿拉伯半乳糖蛋白(AGP)的单克隆抗体——JIM8 可与油菜的精细胞和卵细胞结合,并特异地标记在膜上,但不与中央细胞结合。JIM8 也可以与拟南芥的精细胞结合。这些结果表明 AGP 可能在植物的配子识别中起作用。② 在大量分离有活性的玉米精细胞的基础上,对其表膜组分进行一系列的检测试验。用凝集素检测,发现精细胞质膜确含有多种多糖蛋白组分。

总的看来,目前已初步认识到被子植物的双受精,与动物和低等植物相似,也涉及许多糖蛋白的出现。然而,配子表膜的物质及其在识别中的作用,尚需要进一步研究。

参考文献

1. 胡适宜. 被子植物双受精发现 100 年:回顾与展望. 植物学报,1998:1 ~ 13

2. 徐恒平,曹宗巽. 配子识别. 见:胡适宜,杨弘远主编. 被子植物受精生物学. 北京:科学出版社,2002. 159 ~ 169

3. Faure J F. Double fertilization in flowering plants:origin,mechanisms and new information from

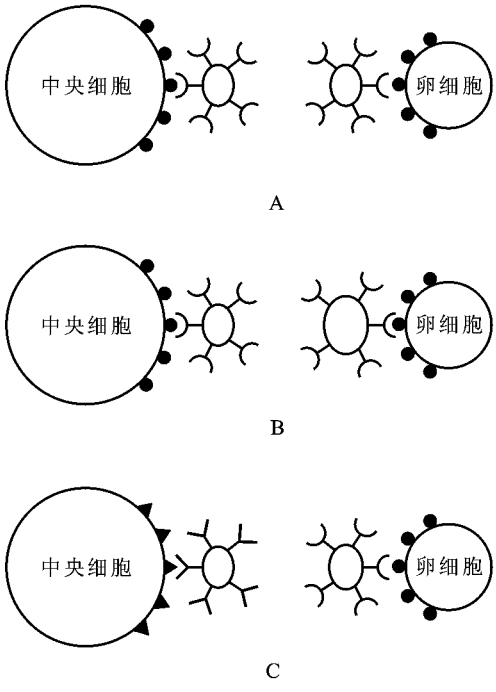


图 5－34　精卵识别的 3 种模型(自 Faure)

A. 融合无预定性。一个雄配子与卵或与中央细胞融合,第一融合后建立的多精入卵的阻滞,迫使另一雄配子与另一雌配子融合　B. 预定性融合。精子具二型性,一个特定的雄配子首先与卵融合,多精入卵的阻滞迫使另一个雄配子与另一雌配子融合　C. 预定性融合。二雄配子具有不同的表面组分,决定了特定的雄配子与卵和另一个中央细胞融合

in vitro fertilization. In: Cresti M. et al. eds. Fertilization in higher plants, molecular and cytological aspects. Heidelberg: Springer－verlag Berlin Heidelberg, 1999: 79～89

(胡适宜　北京大学生命科学学院　教授)

三、无融合生殖与多胚现象

无融合生殖(apomixis)是 20 世纪初就被提出的概念,至今对其包括的范围还有不同的看法,对无融合生殖的定义也各有不同,目前普遍接受的观点认为无融合生殖是植物不经受精即可得到种子的自然现象,包括减数胚囊的无融合生殖和未减数胚囊的无融合生殖以及不定胚的生殖。

(一) 减数胚囊的无融合生殖

行这类无融合生殖的植物,其胚囊正常进行减数分裂,形成单倍体的卵、助细胞与反足细胞,其中卵不经受精发育成单倍体的胚,称单倍体孤雌生殖(haploid parthenogenesis),由助细胞和反足细胞直接发育形成胚的方式是单倍体无配子生

殖(haploid apogamy),减数胚囊的无融合生殖在天然状态下发生频率极低。

远缘杂交会诱导孤雌生殖,孤雌生殖或无配子生殖所产生的单倍体个体是不育的。

相对于孤雌生殖,雄核也会发育形成单倍体的个体,称雄核发育(androgenesis),是指精子的核进入卵后,卵核消失,雄核发育为个体。有关雄核发育的报道都是经过杂交或其他方法处理后发现的。

(二)未减数胚囊的无融合生殖

这种无融合生殖发生在二倍体的胚囊中。二倍体胚囊以下列的 3 种方式产生:大孢子母细胞直接进行有丝分裂,形成二倍体胚囊;大孢子母细胞进行不正常的减数分裂,产生二倍体的孢子,形成二倍体的胚囊;珠心细胞发育形成二倍体的胚囊,后者由于没有孢子的形成过程,又被称为无孢子生殖(apospory)。未减数胚囊中除卵细胞可直接发育形成胚外,其胚囊中的助细胞和反足细胞也能发育成二倍体的胚,已在禾本科、蔷薇科、蝶形花科、菊科、苋科、荨麻科等十几科中发现了这种现象。

(三)不定胚

不定胚所形成的种子不经过胚囊的途径,由胚囊外面的珠心或珠被细胞经有丝分裂发育形成,一般以珠心起源的较多。被子植物中,至少已在 20 个科中发现有不定胚现象,在柑橘类植物中极为普遍。

由于无融合生殖产生的二倍体种子完全保留了母本的性状,因此人们希望将无融合生殖的现象引入杂种一代,使杂种一代的优良性状通过无融合生殖产生的种子代代相传,在育种时可节省大量的人力和物力。

一般来说被子植物的种子内有一个经正常有性生殖形成的胚。但有的植物种子中有一个以上的胚,即多胚现象(polyembryony)。产生多胚的原因常和植物的无融合生殖有关,但也可能是其他的原因,如胚珠中有多个胚囊,每一个胚囊的卵受精后都发育形成了胚;也可能是受精卵分裂或幼胚裂生形成多胚,这些胚可与合子胚同时存在。在柑橘中,多胚现象常见,多是由珠心细胞发育形成的不定胚。

第五节 种子的形成

被子植物受精作用完成后,胚珠发育成种子,子房(有时还有其他结构)发育成果实。种子中的胚由合子发育而成,胚乳由受精极核发育形成,胚珠的珠被发育成种皮,多数情况下珠心退化消失。

一、胚的发育

胚是新一代植物孢子体的幼体。所有的高等植物都有胚。种子植物的胚被包被在种子中。

（一）合子

胚（embryo）的发育始于合子（zygote）。合子通常需经过一段休眠期，休眠时间在不同植物中长短不一。水稻合子休眠 6 h，小叶杨（*Populus simonii*）合子休眠期有 6～10 d，少数植物如秋水仙（*Colchicum autumnate*）的休眠期长达 4～5 个月。在休眠时合子发生了许多变化：合子被包在完整的纤维素细胞壁之中；极性增强；合子的细胞器增多，新陈代谢活动增强等，如荠菜（*Capsella bursa－pastoris*）的合子伸长，棉的合子合点端液泡缩小。

极性的出现是分化的前提。合子第一次分裂一般是横分裂，结果形成 2 个细胞，珠孔端的大细胞称为基细胞，有明显的大液泡。合点端的细胞称顶细胞，细胞小，原生质浓厚，液泡小而少，富含核糖体等。

一般以荠菜的胚胎发育作为双子叶植物胚胎发育的代表。

（二）原胚阶段

胚发育的早期，尚未出现器官分化时，称原胚阶段。这时可以区分出细长的胚柄和球形的胚体（图 5－35）。球形的胚体来自顶细胞，顶细胞先是纵向分裂，再是多种方向的分裂，经 2 个、4 个、8 个……细胞阶段形成了球形的胚体，球形胚大部分细胞是由顶细胞发育的；基细胞进一步横向分裂，形成一列细胞，其顶端的一个细胞参加胚体的发育，其余细胞形成了胚柄、胚柄顶端的这个细胞后来参与了胚根的发育。这个阶段的球形胚细胞具有丰富的多聚核糖体，蛋白质与核酸含量高，线粒体与质体也较多，细胞之间有胞间连丝。胚柄的功能是从胚囊和珠心中吸取营养并转运到胚体。有学者在菜豆属（*Phaseolus*）中进行实验，发现表明胚柄有合成

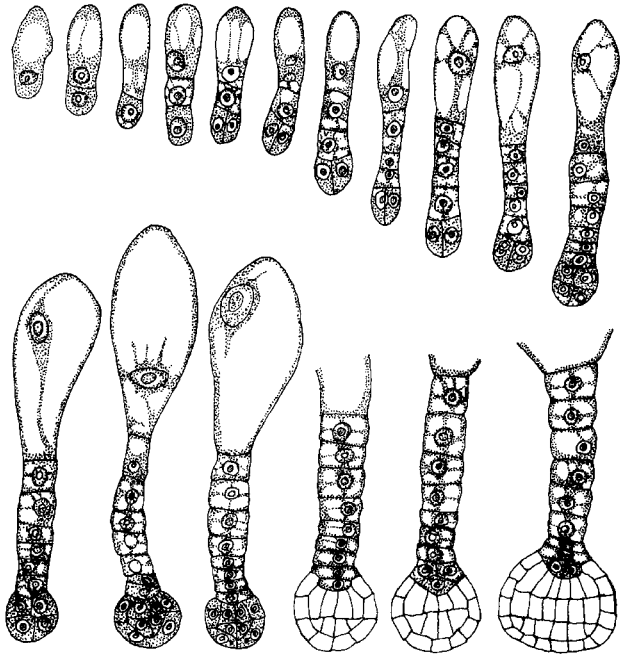


图 5－35　荠菜原胚的发育（自 Macheshwari）

赤霉素的功能,对早期的胚胎发育有作用。

(三) 胚的分化与成熟阶段

当球形的胚体体积达一定程度时,胚体中间的部位生长变慢,两侧生长快,渐渐突起形成了子叶原基,使胚呈心形,称心形胚。心形胚的子叶原基进一步发育伸长,使胚的形状类似鱼雷,故称鱼雷胚。这个时期的胚内部出现了初步的组织分化。在以后发育中,胚的细胞分裂、增大和分化,形成了具有胚根、胚芽、胚轴和子叶的成熟胚。荠菜胚受到胚囊空间的限制,在发育过程中发生弯曲,成熟时胚内积累了丰富的营养物质(图 5-36)。

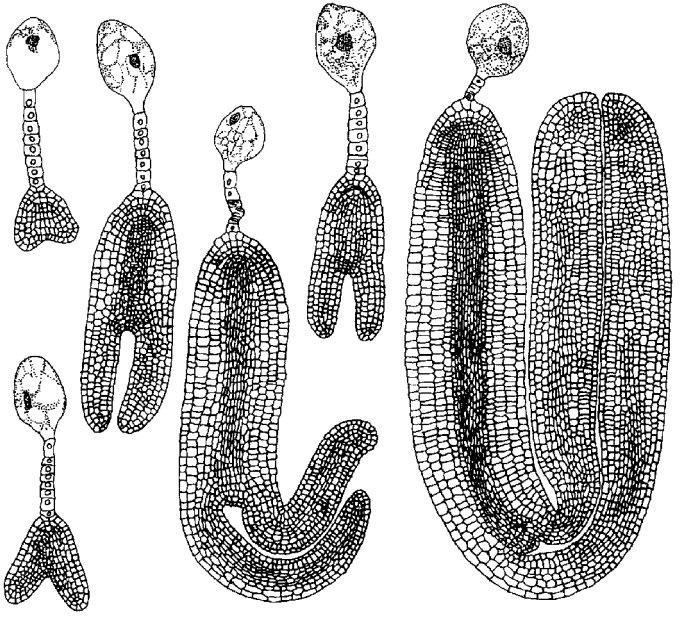


图 5-36 荠菜胚的后期发育(自 Maheshwari)

单子叶植物胚的发育与双子叶植物胚的发育相比有共同之处,也有很多不同。图 5-37 说明了早熟禾胚的发育过程。合子的第一次分裂是横向的,分裂数次形成棒状胚。棒状胚的珠孔端是胚柄,胚柄与胚体间无明显的分界。不久,在棒状胚的一侧出现一个小的凹刻,此处生长慢,其上方生长快,后来形成了盾片(子叶),在以后的发育中,胚中分化形成了胚芽鞘、胚芽(包括茎端原始体和几片幼叶)、胚根鞘和胚根。在胚上还有一外胚叶,位于与盾片相对的一侧。

二、胚乳

初生胚乳核一般不经休眠,很快开始分裂和发育。胚乳的发育分为核型、细胞型和沼生目型 3 种类型。

(一) 核型胚乳

核型胚乳是被子植物中较为普遍的胚乳发育形式。初生胚乳核在最初的一段

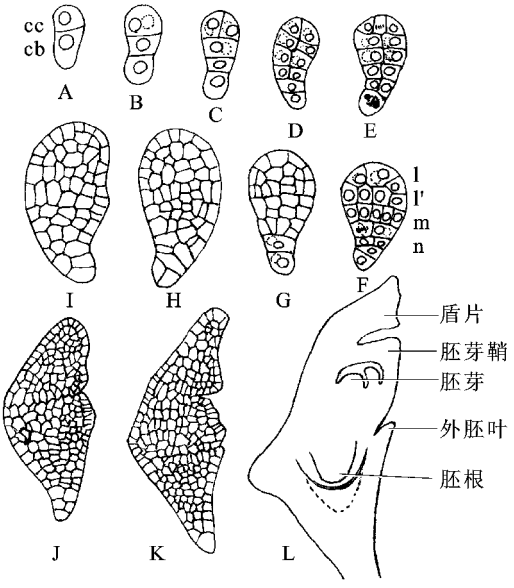


图 5－37　早熟禾（*Poa annua*）胚胎的发育（自 Maheshiwari）

A. 受精卵横分裂成顶细胞（cc）和基细胞（cb）　B. 基细胞横分裂

C. 由顶细胞纵裂形成四分体　D～F. 四分体已形成 l 和 l′两层细胞

G～L. 胚芽鞘与盾片来自于 l 和 l′层细胞，m 层发展成苗端、根端及部分胚芽鞘，n 层产生根冠、胚根鞘和外胚叶

发育时期进行细胞核分裂而细胞质不分裂，不形成细胞壁，胚囊中积累了许多游离核（图 5－38）。在胚乳发育的后期才产生细胞壁，形成胚乳细胞。胚乳游离核增殖

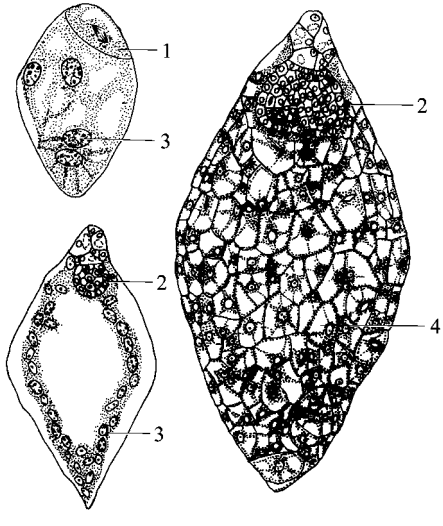


图 5－38　印度铁苋菜（*Acalypha indica*）核型胚乳发育过程

1. 合子　2. 胚　3. 胚乳游离核　4. 胚乳细胞

的方式主要是有丝分裂,在分裂旺盛时也会进行无丝分裂。在胚乳与胚发育的过程中,胚囊的体积扩大,中央有很大的液泡,胚乳游离核沿胚囊的细胞质边缘排成薄的一层或数层。游离核的数目在不同植物中差异很大。

不同植物胚乳游离核开始形成细胞壁的时间不同。在小麦中,授粉 48 ~ 50 h,胚乳游离核为 100 个左右时开始形成细胞壁。在棉属等植物中,胚乳游离核形成上千个时产生细胞壁。一般情况下,细胞壁的形成是从胚囊的珠孔端胚体的周围向着胚囊的合点端,从胚囊的边缘向中央推进。胚乳细胞在发育的后期积累淀粉、蛋白质、脂肪等营养物质。在小麦等禾本科的胚乳组织的最外层或数层细胞中是富含蛋白质的糊粉层,这层细胞在种子萌发时分泌水解酶,水解胚乳中贮存的物质。

(二) 细胞型胚乳

这类胚乳发育过程中不形成游离核,自始至终的分裂都伴着细胞壁的形成。合瓣花类植物多是这类胚乳,如烟草、番茄、胡麻(*Sesamum indicum*)等(图 5-39A)。

(三) 沼生目型胚乳

这类胚乳存在于沼生目型植物中,是介于核型胚乳与细胞型胚乳之间的中间类型。这类胚乳的初生胚乳核第一次分裂形成 2 个室(细胞),分别为合点室与珠孔室。珠孔室较大,进行多次游离核分裂,在发育的后期形成细胞壁。在合点室,始终是游离核状态。合点室的核也可能不再进行游离核分裂(图 5-39B)。

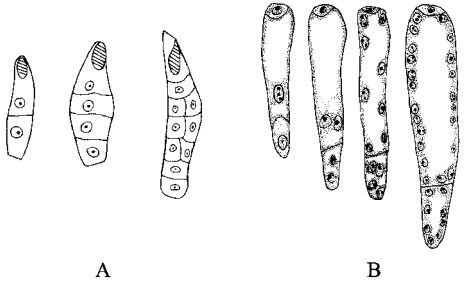


图 5-39 胚乳的发育与类型
(自 Maheshiwari)
A. *Villarsia renifornus* 细胞型胚乳的发育
B. 喜马独尾草(*Eremurus himalaicus*)沼生目型的胚乳发育过程

从发育的过程讲,多数被子植物的胚乳细胞或游离核是三倍体的(百合的应是 5 倍体),但常因核内复制等,形成多倍体的核,成熟胚乳为混倍体的。核内的多倍性使得核的体积增加,核仁数目增多,这种多倍性与胚乳的高代谢活性有关,有利于多糖、蛋白质、脂质等大分子的合成、转运与贮藏。离体胚胎培养和其他一些研究结果表明,胚乳对发育中的胚有一定的作用:胚乳可产生多种植物激素,对胚的分化有一定的影响;胚乳对胚的渗透压调节有一定的作用;胚乳还是中后期胚胎发育的主要营养源。

无胚乳种子的胚乳在胚发育的中后期消失,其营养物质转入胚的子叶中。在胚与胚乳发育的过程中,要从胚囊周围吸取养料,多数植物的珠心被破坏消失。少数植物的珠心始终存在,并发育成为贮藏组织,称外胚乳。甜菜(*Beta vulgaris* L.)、石竹等植物具外胚乳,而胚乳在发育中消失。胡椒(*Piper nigrum* L.)、姜(*Zingiber officinale*)等植物的外胚乳和胚乳同时存在于种子中。

三、种皮的形成

在胚与胚乳发育过程中,珠被发育成种皮(图 5－40),珠孔形成种子的种孔,倒生胚珠的珠柄与外珠被的愈合处形成种子的种脊。在不同的植物中,种皮发育情况不相同,种皮的结构和特点也各有不同。

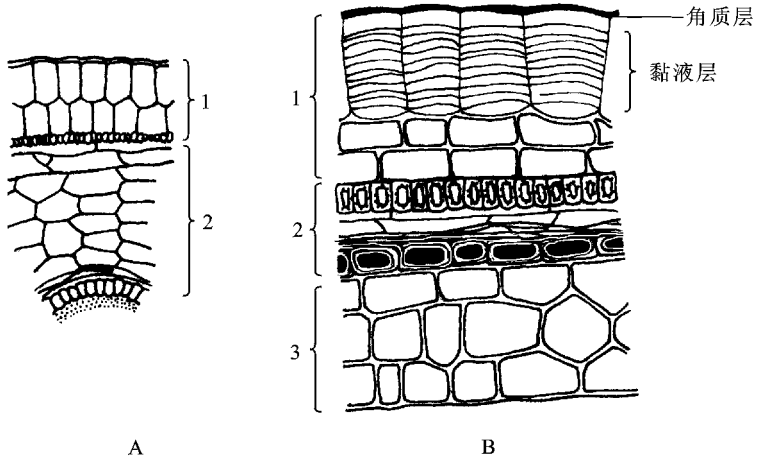


图 5－40 亚麻(*Linum usitatissimum*)的种皮发育(自 Hayward)

A. 发育中的种皮 B. 成熟的种皮

1. 外珠被 2. 内珠被 3. 胚乳

第六节 果 实

在传粉以后,花药、花瓣衰老脱落,子房中发生受精作用,通常在成功地受精后,胚珠发育成种子,子房发育成果实。在被子植物中,果皮包裹种子,不仅起保护作用,还有助于种子的传播。不同植物果实的差异还可作为植物分类的依据。

一、果实的形成与结构

在一些植物中果实仅由子房发育形成,在另外一些植物中,花的其他部分也会与子房一同参与果实的形成,如花托、花萼、花序轴等。

果实(fruit)由果皮(pericarp)和种子组成,在果皮之内包藏着种子。

果皮可分为外果皮(exocarp)、中果皮(mesocarp)和内果皮(endocarp)。在有

些植物中,3 层果皮分层比较明显,如肉质果中的梅、桃等核果类,有些植物果皮分层则不明显。在仅由子房发育形成的果实中,果皮是由子房壁发育成的,有些植物的花托等结构参加了果皮的形成。

果实与种子通常是受精作用的产物,在受精作用之后,种子的正常发育对果皮的发育起到促进作用。种子发育不好时,果实也不能正常发育。日常可见有些梨的果实一侧大一侧小,其小的一侧中种子不育。没有正常受精的花,花柄基部会形成离层,全部繁殖结构脱落。研究表明,生长素对果实的正常发育是很重要的,赤霉素、细胞分裂素等也是果实发育所需的激素。在某些植物中可有不经受精就形成果实的情况,即单性结实(parthenocarpy),这种果实内无种子,为无子果实。单性结实分为自发的单性结实(autonomous parthenocarpy)和诱导的单性结实(induced parthenocarpy)。自发的单性结实如香蕉(*Musa nana* L.)、菠萝(*Ananas comosus*)、柿子、某些品种的葡萄、柑橘等。有些植物在诱导下不经正常的受精作用能产生无子果实,如用马铃薯(*Solanum tuberosum*)花粉刺激番茄柱头,用生长激素处理番茄(*Lycopersicon esculentum*)柱头等都可诱导产生无子果实。现代生物学的多种技术方法可培育无子果实,人工培育的三倍体西瓜即是一种无子果实,由于吃起来方便而深受人们喜爱。

果实停止生长后发生一系列生理生化变化的过程为果实的成熟过程。成熟的果实色、香、味及质地等都发生了一系列的转变,其生物学意义在于种子的传播,而为人类食用的果实,其商品价值也很重要。果实自身产生的乙烯和外源的乙烯都能诱导果实成熟。

二、果实的类型

人们对果实的分类有不同的方法。

(一) 根据果实的来源分类

根据是否有子房以外的结构参与果实的形成将果实分为真果(true fruit)和假果(spurious fruit)两大类。真果指仅由子房发育而成的果实,假果是指子房以外的其他结构参与了果实的形成。

(二) 根据心皮与花部的关系分类

单心皮雌蕊和合生心皮雌蕊所形成的果实为单果(simple fruit)。离生雌蕊的每一枚雌蕊形成一小果,这样一朵花内有多枚小果聚合在一起,称聚合果(aggregate fruit),例如草莓(*Fragania ananassa*)、牡丹(*Paeonia suffruticosa*)、八角(*Illicium verum*)等。有些植物的整个花序一同发育形成果实,称聚花果(collective fruit),也称复果(multiple fruit),如菠萝、无花果(*Ficus carica*)、桑(*Morus alba*)的果实(图 5-41)。

(三) 根据果实成熟时果皮的性质分类

以果实成熟时果皮的性质,分为肉果(fleshy fruit)和干果(dry fruit),肉果和干果又各分为几种类型。

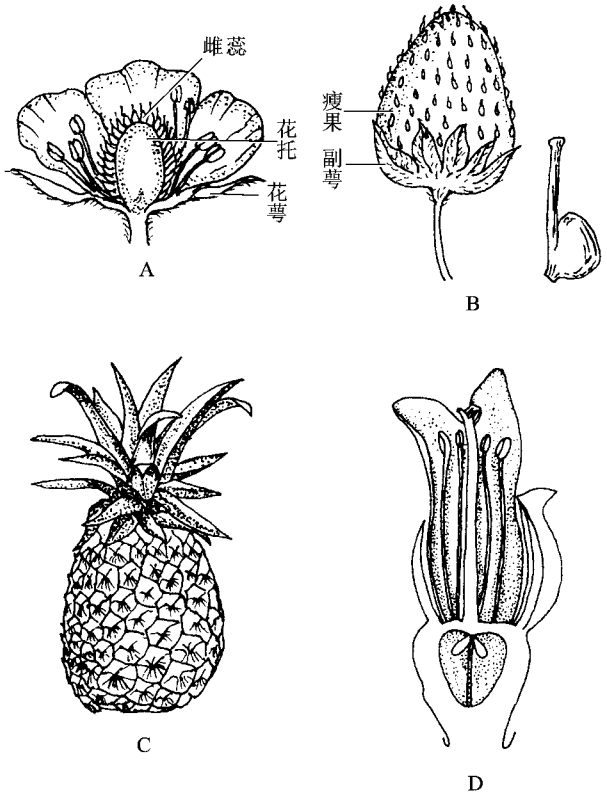


图 5-41　聚合果与聚花果

A. 草莓的花　B. 草莓的聚合果　C. 菠萝的聚花果　D. 菠萝一朵花纵剖

1. 肉果

成熟时果皮肉质化，常肥厚多汁的果实为肉果。未成熟的肉果较硬，贮存的糖以淀粉或果胶等不溶性糖的形式存在，往往还含有单宁等有涩味的和有机酸等有酸味的物质，此时的果实对动物没有吸引力。肉果在成熟中常呈现一系列生理生化变化，如淀粉转化为可溶性糖，有机酸转化为糖，使果实有甜味；果实中单宁等也被氧化，涩味减少；细胞中质体内的叶绿素被破坏，质体转变为有色体，或细胞液中出现花青素等色素，使果实呈各种颜色；由于果实中的一些挥发性酯类的形成，成熟果实有香气；在果实成熟过程中果胶酶的活性增强，使果肉胞间层分解，果实变软。果实的成熟过程与乙烯的产生有关。乙烯被称为成熟激素，可用于果实的催熟。香蕉等果实在未成熟时采收，便于储运，在出售前向贮藏棚内加入乙烯即可得到成熟而不损坏的果实。

根据果皮的来源与性质，肉果有以下几类。

（1）浆果（berry）　果皮除最外层以外都肉质化，通常由多心皮的雌蕊形成，含数枚种子。葡萄、番茄和柿子等都属浆果。在番茄中，除中果皮与内果皮肉质化外，胎座也肉质化。

葫芦科植物的果实也属浆果，特称瓠果（pepo），如黄瓜（*Cucumis sativus*）、冬

瓜(*Benincasa hispida*)等。这类植物的花为子房下位,花托与子房共同参与果实的发育。冬瓜的可食部分为果皮,在西瓜中可食部分主要为肉质化的胎座。

柑橘类的果实也是一种浆果,特称柑果(hesperidium) 或橙果,是由多心皮具中轴胎座的子房发育而成。其外果皮为革质,中果皮髓质,内果皮膜质,分为数室,室内生有多个汁囊,汁囊来自于子房内壁的毛茸, 为可食部分。橘(*Citrus reticulata*)、柚(*Citrus grandis*)、柠檬(*Citrus limon*)等的果实都是柑果。橘的中果皮退化,仅余维管束,即所谓橘络,故其外果皮易于剥离。柑、柚等的中果皮不呈退化状态,外果皮不易剥离。

(2) 核果(drupe) 一般由单心皮的雌蕊发育形成,内有一枚种子。成熟的核果果皮明显分为 3 层 :外果皮膜质,中果皮肉质多汁,内果皮木质化、坚硬。桃、杏(*Prunus armeniaca*)、梅等果实都属核果。

(3) 梨果(pome) 为子房下位的花所形成。在形成果实时,花托部分膨大成为可食的部分。子房壁也肉质化,外果皮、中果皮与花托间无明显界限,内果皮木质化,较硬。苹果、梨等的果实是典型的梨果(图 5-42)。也有学者认为梨果的“ 花托 ”部分是花萼、花冠与雄蕊基部合生成的结构,将其称为花筒。

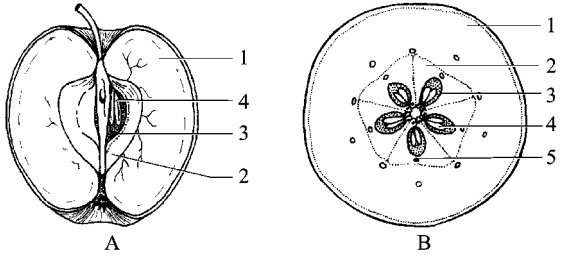


图 5-42 梨果的结构

A. 苹果果实的纵切 B. 苹果果实的横切

1. 花托(花筒)部分 2. 果皮 3. 子房室 4. 种子 5. 心皮的维管束

2. 干果

干果果实成熟后果皮干燥。根据成熟时果皮是否开裂分为裂果与闭果两类,每类又有多种不同类型。

(1) 裂果(dehiscent fruit) 果实成熟后果皮裂开,散出种子。根据雌蕊中心皮数目、开裂方式,又分为以下类型。

① 荚果(legume) 由单心皮子房发育形成。成熟的果实多数开裂,其开裂方式是沿心皮背缝与腹缝同时开裂,大豆(*Glycine max*)、豌豆(*Pisum sativum*)等即此类果实(图 5-43)。

② 蓇葖果(follicle) 由单心皮的雌蕊或离生心皮雌蕊发育形成。成熟时沿心皮背缝或腹缝纵向开裂。牡丹、八角(*Illicium verum*)、梧桐(*Firmiana platanifolia*)等是沿腹缝开裂的,玉兰是沿背缝开裂的。蓇葖果是原始类型的果实(图 5-44)。

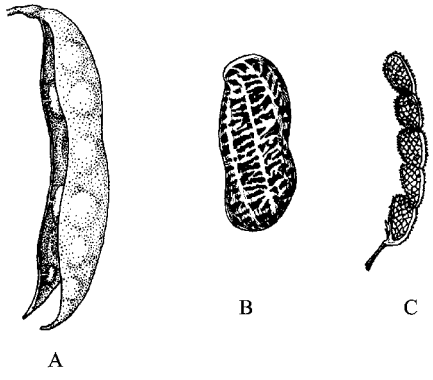


图 5－43　几种荚果

A. 刺槐(*Robinia pseudoacacia*)

B. 落花生(*Arachis hypogaea*)

C. 山蚂蝗(*Desmodium dicotomum*)

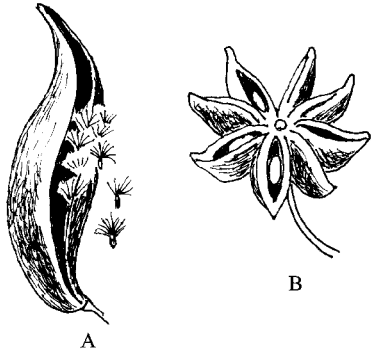


图 5－44　蓇葖果

A. 萝藦(*Metaplexis japonica*)的蓇葖果

B. 八角的聚合蓇葖果

③ **蒴果**(capsule)由合生心皮的子房发育形成的果实。子房一室或多室,每室多粒种子。成熟果实具多种开裂方式。沿心皮背缝纵裂的为室背开裂,如棉、紫花地丁(*Viola philippica*);沿心皮腹缝开裂的为室间开裂,如卫矛(*Euonymus bungeana*)(相邻的二心皮结合而成的子房隔膜纵向裂开);果实成熟时子房各室上方裂开形成小孔的称孔裂,如罂粟属(*Papaver*);果实成熟时沿心皮周围裂开称横裂或盖裂,如马齿苋(*Portulaca oleracea*)(图 5－45)。

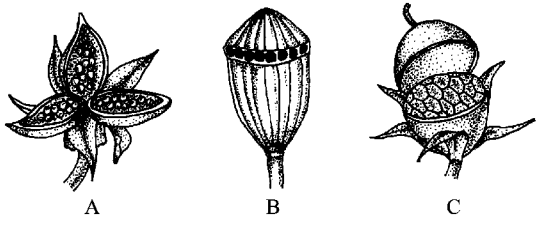


图 5－45　蒴果及其开裂方式(自高信曾)

A. 纵裂　B. 孔裂　C. 横裂

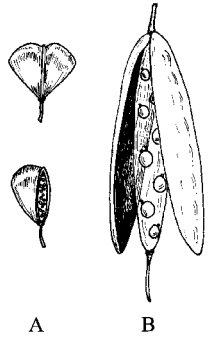


图 5－46　角果

A. 短角果　B. 长角果

④ **角果**　由两心皮的雌蕊发育形成。侧膜胎座,由心皮边缘子房室内生出一隔膜称假隔膜,将子房分成 2 室。成熟时果实沿 2 条腹缝裂开,2 片心皮脱落,种子附在假隔膜上。十字花科的植物具有角果,角果的长与宽之比相近的为短角果(silicle),如荠菜;长宽之比较大的称长角果(silique),如白菜、萝卜(图 5－46)。

(2) **闭果**(indehiscent fruit)　果实成熟后不开裂。闭果由一心皮或多心皮雌蕊形成,通常含 1 枚种子,有以下几种类型。

① 瘦果(achene) 由1或数心皮形成的小型闭果,种子1枚,果皮坚硬。果皮与种皮易于分离。如白头翁(*Puisatilla chinensis*)1心皮,向日葵2心皮,荞麦3心皮(图5-47)。

② 翅果(samara) 与瘦果本质相同。其果皮延展成翅状,有利于随风传播,如槭属(*Acer*)、枫杨(*Pterocarya stenoptera*)、白蜡树(*Fraxinus pennsylvanica*)(图5-47)。

③ 坚果(nut) 果皮木质坚硬,种子1枚,如栎属(*Quercus*)、栗属(*Castaniea*)、榛属(*Corylus*)等。栗等壳斗科植物的坚果包在由花序发育形成的总苞中(图5-47)。

④ 颖果(caryopsis) 种子成熟时果皮与种皮愈合的果实,如玉米、小麦、水稻等禾本科植物的果实(图5-47)。

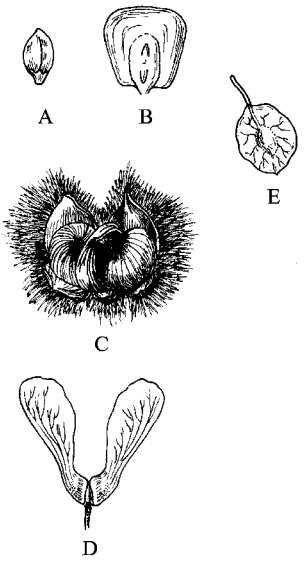


图5-47 几种闭果

A. 荞麦瘦果 B. 玉米颖果
C. 板栗坚果 D. 槭树双翅果
E. 榆树周翅果

三、果实和种子对传播的适应

在种子植物中种子有一定的机制有助于传播,如松属一些植物的种子延伸形成翅,能被风力传送。被子植物的种子包在子房等不育结构中,果皮往往特化形成一些特殊结构有助于果实与种子的散放与传播,使得这些营固着生活的物种扩大了生长与分布的空间。

植物种子与果实适应传播的结构与传播方式主要有下述几种。

(一) 以果实自身的机械力量散布种子

一些干果成熟时借开裂所产生的机械力量使种子散布,如大豆、油菜、凤仙花(*Impatiens balsamina*)、喷瓜(*Ecballium elaterium*)等。这类植物的种子散布的范围往往仅限于植株附近。

(二) 适应人及动物的传播

松鼠、星鸦等动物有贮藏食物的习性,将一些坚果或种子埋于地下,这些种子一部分被它们食用,还有一部分被它们遗忘,留存土中,萌发生长。此类种子的散布距离多较前述方式远,但主要还在同一群落内散布。一些植物的果实与种子外表生有刺毛、倒钩刺或有黏液,能附在人的衣服上或动物的皮毛上,借此传向远方,如鬼针草(*Bidens bipinnata*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)等具刺毛的植物和丹参(*Salvia miltiorrhiza*)等能分泌黏液的植物。一些植物的肉果是鸟等动物的食物,被动物吞食后,种子未被消化,随动物的粪便排出而传播。人在食用肉果后将种子丢弃也起到传播种子的作用。这些方式的传播距离往往较远。

（三）适应风力的传播

这类植物的种子或果实往往小而轻，常生有毛、翅或其他有利于风力传送的构造。这些毛或翅等结构可为果皮、种皮、花柱、花萼等结构特化形成。如槭等果皮形成的翅，垂柳（*Salix babylonica*）等的胎座毛，白头翁果实上宿存的羽毛状花柱，蒲公英（*Taxaxacum mongolicum*）果实上的降落伞状的冠毛。荒漠中的猪毛菜（*Salsola collina*）种子成熟时植物自根部断离，植物体为一球形，风吹时能在地面上滚得很远，种子也随之散放。这类传播方式能使种子或果实长距离地传播。

（四）适应水力的传播

有些水生或沼生植物的果实与种子可借水力传送。莲蓬是莲（*Nelumbo nucifera*）的花托，质轻，能漂浮，随水流传送其中的果实。热带海岸边多椰林分布，这与椰子（*Cocos nucifera*）的果实传播行为有关，椰子的核果中果皮纤维质，疏松质轻，能在水上漂浮；其内果皮坚硬，可抵御海水的浸蚀；果内的椰汁为液体的胚乳，能使椰子在咸水环境下也能萌发。

第七节　被子植物的生活史

从以上生殖与发育的过程中，可以看出被子植物的生活史中既有产生孢子的无性生殖过程，又有产生配子、发生受精作用的有性生殖过程。存在着产生孢子的孢子体和产生配子的配子体，有世代交替现象。

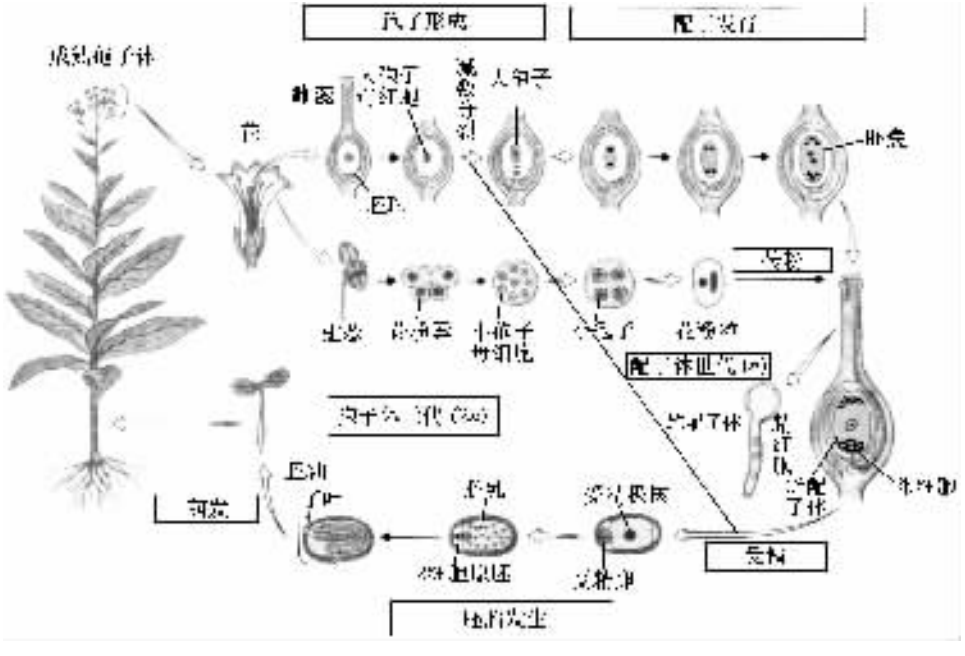


图 5－48　被子植物的生活史（自 Goldberg 等）

在被子植物的生活史中，孢子体世代占据主要地位，为孢子体发达的异形世代交替。孢子体的个体大，结构复杂，在生活史中生存的时间长 ;配子体微小，雄配子体只有 3 个细胞，雌配子体（胚囊）一般也只有 7 个细胞，配子体生存的时间短，依赖孢子体提供营养，寄生于其上，配子体世代在花中出现，在花中结束。

被子植物的生活史中，孢子体世代的细胞是 2 倍体，配子体世代的细胞是单倍体。减数分裂和受精作用是联系两个世代的枢纽（图 5－48）。

思考与探索

1. 花是由哪些部分组成的？如何理解‘ 花是一个变态枝条 ’的概念？
2. 什么是花器官特征决定的‘ ABC 模型 ”？这个模型是如何对花器官各部分的发育作出解释的？查阅文献资料了解这个模型对花器官发育研究的重要意义以及近年来有关花器官发育的其他学说。
3. 按照本教材中关于无性生殖的定义，在被子植物生活周期中无性生殖过程发生在什么器官中，是如何发生的？
4. 简述雄配子体的结构和发育过程。
5. 以蓼型胚囊为例简述胚囊的发育过程，同时查阅资料了解胚囊发育的其他类型，和比较它们之间的主要异同。
6. 目前关于雌、雄配子体发育的研究有什么新进展？你认为在雌、雄配子体发育过程中有哪些值得深入研究的问题？
7. 你认为目前关于无融合生殖的定义哪一种比较合理？说明理由。人们为什么对无融合生殖发生了极大的兴趣？
8. 查阅文献资料，了解目前被子植物双受精和精卵识别的研究进展。
9. 以荠菜胚为例说明双子叶植物的胚胎发育过程。在双子叶植物胚胎发育过程中，关于子叶和茎顶端分生组织的起源与界定目前有什么不同的看法？

第六章

植物的生长发育及其调控

提 要 植物生长发育是一系列内、外因素调节的结果。本章讨论植物 5 类激素对植物生长发育的作用,生长素促生长的机理和极性运输,以及激素之间的相互作用;光和温度对植物生长的影响,植物生长的相关性和植物的运动;春化作用和光周期诱导对植物开花的作用;长日照植物、短日照植物和日中性植物,以及光敏色素的生理作用;种子、果实的成熟和植物衰老,以及基因对植物生长发育的调节。本章“窗口”介绍植物生长调节剂和植物的向重力性,特别是对模式植物拟南芥设立了一个“窗口”,简要介绍了它的生物学特性、研究成果及其在植物生长发育调控和遗传学等领域研究上的重要意义。

植物的生长发育是一个极其复杂的过程,是在各种物质代谢的基础上,表现为发芽、生根、长叶、植株生长,开花、结果,最后衰老、死亡。通常认为,生长(growth)是植物体积的增大,是通过细胞分裂和伸长来完成的;而发育(development)则是在整个生活史中,植物体的构造和机能从简单到复杂的变化过程,就是细胞、组织和器官的分化(differentiation)。高等植物生长发育受到一系列内、外因素的调节。

第一节 植物激素对生长发育的调控

植物激素对植物在生长发育中起着重要的调节作用。植物激素(phytohormone)是指一些在植物体内合成,从产生部位运送到作用部位,微量浓度($1\ \mu mol \cdot L^{-1}$)就能产生显著生理作用的活性有机物。

植物激素的分离和研究始于 20 世纪 30 年代,经过约半个世纪的深入研究,以及植物激素测试技术的不断改进,至今已确认植物体内有 5 大类植物激素:生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸和乙烯。前 3 类都是促进生长的物质,而脱落酸和乙烯则主要是与器官的休眠、成熟和植物的衰老等过程有关的一类物质。此外,还陆续发现一些具有激素生理活性的物质,如油菜素甾体类、多胺类、水杨酸和

茉莉酸类。需要注意的是，人们根据这些植物激素的分子结构，经人工合成并筛选出一些与其结构相似或完全不同的，但具有植物激素生理功能的物质，例如吲哚丁酸、萘乙酸、矮壮素、多效唑等。它们对植物的生长发育同样产生明显的影响。为了与植物激素相区别，把它们称为植物生长调节剂（plant growth regulator）。人们相信，伴随着工业的发展和现代化农业的需要，植物生长调节剂的生长和应用将会有迅速的发展。

一、生长素类

生长素是最早发现的一种植物激素。1880 年英国科学家达尔文（Darwin）父子发现金丝雀蘙（yì）草胚芽鞘的向光性生长。他们认为在单方向光照下，胚芽鞘的尖端产生了某种刺激，是这种刺激传递到尖端以下的伸长区，因而引起胚芽鞘向光弯曲。1928 年荷兰科学家温特（Went）以燕麦为实验材料，用琼胶收集“刺激”，才证实了这种刺激实际上是一种物质。由于它产生于顶端，经过运输到达作用部位引起伸长，和动物中所发现的动物激素相类似，所以温特认为这是一种植物激素，并命名为生长素（auxin）。后来鉴定出这种物质是吲哚－3－乙酸（indole－3－acetic acid），简称吲哚乙酸或 IAA（图 6－1）。现在已经证实：吲哚乙酸存在于细菌、真菌、藻类和许多高等植物中。并且，它主要存在于生长旺盛的部位，如胚芽鞘、根尖、受精后的子房、幼嫩的种子里。

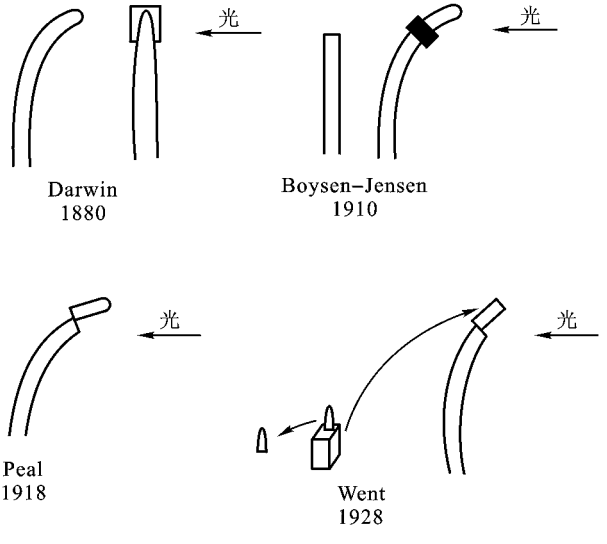


图 6－1 生长素研究的早期发展示意图

除吲哚乙酸外，植物体中的生长素还有吲哚乙腈、4－氯吲哚乙酸、吲哚丁酸等。它们都具有不同程度的生长素活性。在对这些内源生长素类物质研究的过程中，人们又人工合成了一些与生长素有类似生理效应的物质如萘乙酸（NAA）、吲哚丁酸（IBA）、2，4－二氯苯氧乙酸（2，4－D）等（图 6－2）。因此应该注意的是，生

长素狭义上是指吲哚乙酸，而广义是指生理作用与吲哚乙酸相似的所有物质。

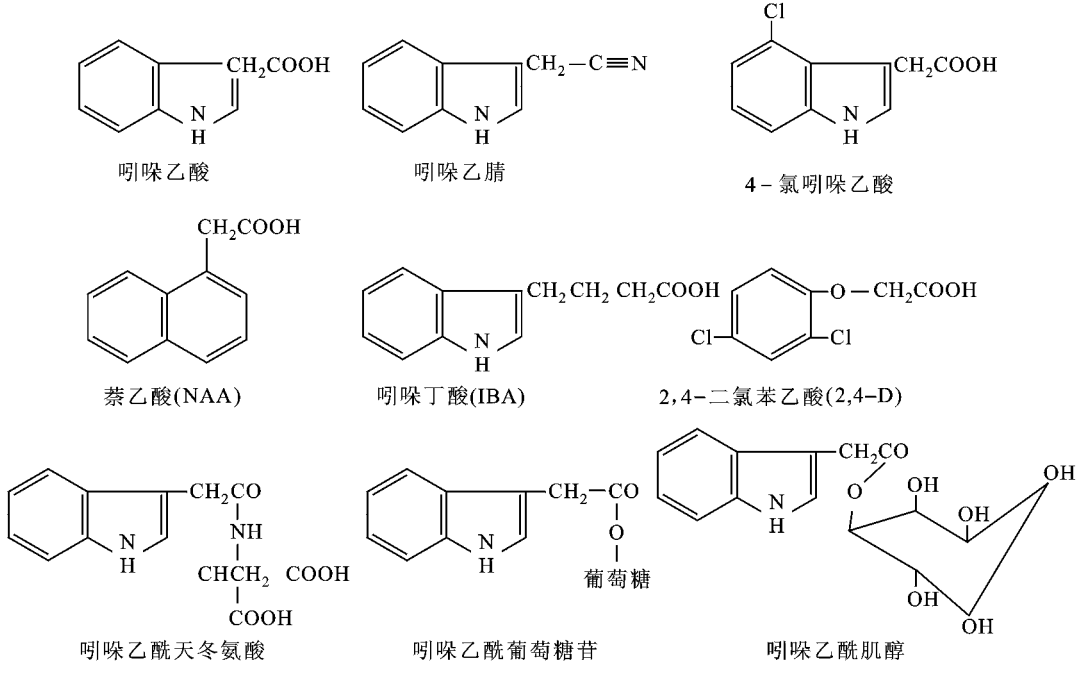


图 6－2　几种生长素类物质的分子结构

植物体中的 IAA 含量视植物种类、器官及生长发育阶段而异，每千克鲜重的材料约含几微克。由于 IAA 在体内除以游离态形式存在外，还常以结合态形式存在，因此，在分析其含量时要予以注意。吲哚乙酸可与氨基酸结合，如与天冬氨酸结合形成吲哚乙酰天冬氨酸，或称肽结合 IAA；吲哚乙酸还可与糖类及肌醇结合，如与葡萄糖结合形成吲哚乙酰 β－D－葡萄糖，与肌醇结合形成吲哚乙酰肌醇，合称为 IAA 酯。结合态生长素在种子等贮藏器官里较多，是暂时无生理活性的生长素，当它们被水解时，即分离成为游离态生长素，重新表现活性而调节生长。但也有人认为结合态生长素有独特的生理活性。

（一）生长素的生理作用

生长素具有十分广泛的生理作用（图 6－3）。从细胞水平看，它可以影响细胞的伸长、分裂和分化；从器官水平看，它可以影响营养器官和生殖器官的生长、成熟和衰老。其表现如下。

1. 促进作用

雌花的形成，单性结实，子房壁生长，维管束的分化，叶片的扩大，形成层活性，不定根的形成，侧根的形成，种子的生长，果实的生长，伤口的愈合，座果，顶端优势等。

2. 抑制作用

花的脱落，果实的脱落，幼叶的脱落，侧枝的生长，块根的形成等。

在这些生理作用中，最基本的作用是促进细胞伸长生长。这里需要注意的是：

生长素对细胞伸长的促进作用，与生长素的浓度、植物的种类与器官、细胞的年龄等因素有关。一般情况下，生长素在低浓度时可促进生长，较高浓度时则会抑制生长，高浓度时甚至会导致植物受伤死亡。双子叶植物一般比单子叶植物敏感。营养器官比生殖器官敏感。根比芽敏感，芽比茎敏感（图 6－3）。幼嫩细胞比成长细胞敏感，而老细胞则比较迟钝。

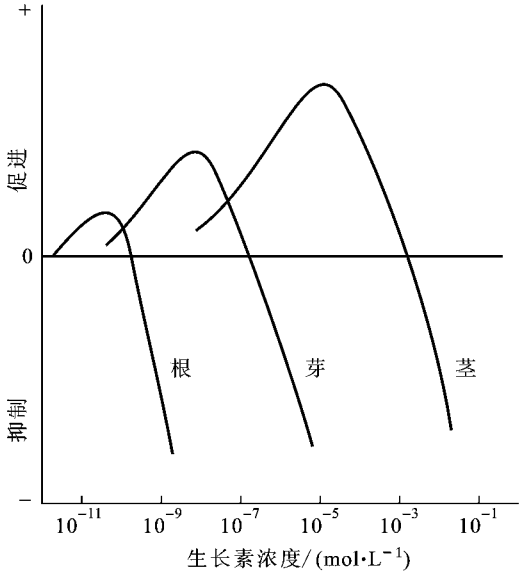


图 6－3 不同器官对生长素浓度的反应

（二）生长素的极性运输

极性运输是生长素运输的重要特征。生长素极性运输指生长素只能从植物体的形态学上端向形态学下端运输。如图 6－4 所示，将下胚轴切离下来，在其形态学的上端放置含有生长素的琼脂块（供体），将下端与无生长素的琼脂块（受体）接触，经过一段时间后，从受体的琼脂块中检测到生长素，它们是从供体经过下胚轴运输来的。如果将下胚轴切段倒置，分别在形态学下端和上端放置供体和受体琼脂块，经过同样一段时间后，在受体琼脂块中检测不到生长素。这个实验说明，生长素只能从形态学的上端向下端运输。

生长素极性运输得到深入研究后，Goldsmith（1977）提出了生长素运输的化学渗透极性扩散假说（chemiosmotic polar diffusion theory）。这个假说认为，生长素通过两种方式进入细胞质，一是由于细胞壁 pH 低（pH = 5），生长素（$pK_a = 4.75$）与质子泵从细胞质释放的 H^+ 形成非解离型的 IAAH，IAAH 具有亲脂性，能被动地扩散透过质膜进入胞质溶胶；二是 IAA^- 通过透性酶主动地与 H^+ 协同转运进入胞质溶胶。胞质溶胶的 pH 高（pH = 7），IAAH 容易解离为 IAA^-，因此大部分生长素以 IAA^- 形式存在。IAA^- 较难被动扩散透过质膜，需要质膜上专一的生长素输出载体（auxin efflux carrier）运出。生长素输出载体位于细胞基部，使生长素通过基部质

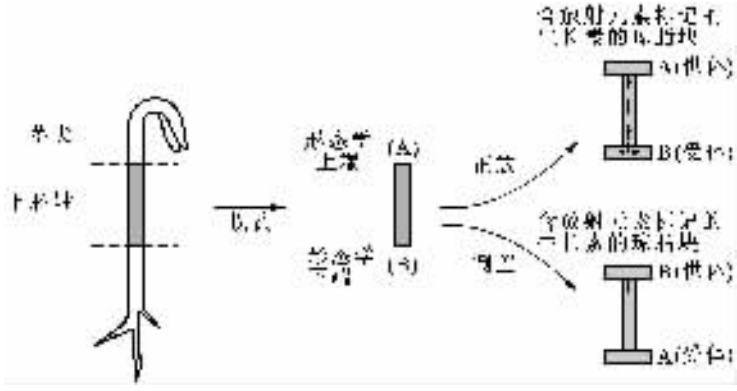


图 6-4　生长素极性运输的实验

膜移动到细胞壁，然后又通过上述途径进入下一个细胞的胞质溶胶，形成极性运输。Gälweile 等（1998）指出，拟南芥中 *AtPIN1* 基因编码的 6.7×10^4 蛋白质可能是生长素外流载体的转膜组分。

抑制生长素极性运输的化合物有 2，3，5－三碘苯甲酸（2，3，5－triiodobenzoic acid，简称 TIBA），萘基邻氨酰苯甲酸（1－N－naphthylphthalamic acid，简称 NPA），芘基苯甲酸（1－pyrenoylbenzoic acid，简称 PBA）和 2－氯－9－羟基芴－9－羧酸（2－chloro－9－hydroxyfluorene－9－carboxylic acid，简称 HFCA）。TIBA，NPA 和 HFCA 抑制生长素极性运输的原因是干扰生长素的外流（Lomax 等，1995 和 Bennett 等，1998），如 NPA 与生长素输出载体结合，阻止 IAA^- 外流（图 6-5）。

（三）生长素的作用机理

适当浓度的生长素促进植物生长，在于它促进了细胞的纵向伸长。生长素是如何促进细胞的伸长生长的？和动物细胞不同，植物细胞在细胞膜的外面有一层细胞壁，它的基本结构物质是纤维素，许多纤维素分子彼此相互交织而成网状。细胞若要伸长生长即增加其体积，细胞壁就必须相应扩大，细胞壁要扩大，就首先需要软化、松弛（纤维素分子之间的交织点断裂），使细胞壁可塑性①加大，同时要合成新的细胞壁物质，并增加细胞质。实验证明，用生长素处理燕麦胚芽鞘，不仅可使细胞壁可塑性增加，而且在不同浓度的生长素影响下，其可塑性变化和生长的增加幅度十分接近，这说明生长素所诱导的生长是通过细胞壁可塑性的增加而实现的。

生长素是怎样影响细胞壁的可塑性并导致细胞伸长的呢？有酸生长学说（acid－growth theory）和基因表达学说来解释生长素作用的机理。

酸生长学说的要点是：生长素促进 H^+ 向细胞外输出，使细胞壁酸化，从而使一些水解酶的活性增加，分解细胞壁内与强度有关的氢键，因此细胞壁松弛，细胞

① 细胞壁具有伸展性。伸展性由弹性和可塑性组成。所谓弹性是指细胞壁因外力发生变形而移去外力时又能恢复原状的能力，即可逆的伸展能力；而细胞壁在同样的情况下，不能恢复原状的能力，即不可逆的伸展能力，称为可塑性。

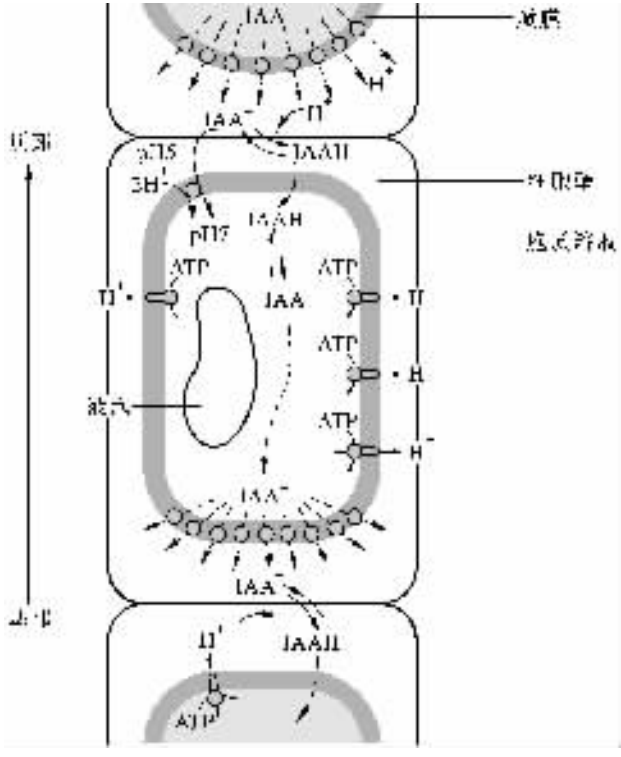


图 6-5　生长素的化学渗透极性扩散假说(自 Mary Helen Goldsmith)

易受膨压而扩张。又由于水解作用破坏了细胞壁纤维素分子之间的一些交叉联结点,因此也有利于新的细胞壁组成物质向壁内填充,促使细胞壁面积增大,细胞内膨压降低,于是水分进入,导致细胞伸长。实验表明:生长素促使 H^+ 分泌速率和细胞伸长是同步的(图 6-6),IAA 诱导玉米胚芽鞘伸长生长及质子分泌开始发生的时间及达到顶点的时间均彼此吻合,并且酸化处理与 IAA 诱导的生长曲线相一

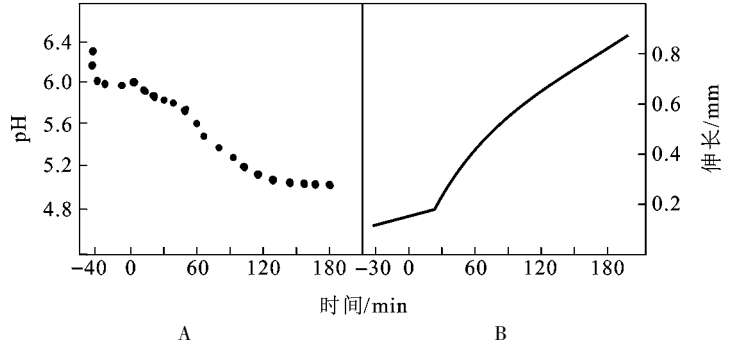


图 6-6　生长素(10^{-5} mol/L IAA,在 0 时加入)对胚芽鞘浸泡液的 pH 的影响(A)和燕麦胚芽鞘切段伸长(B)(自高煜珠等)

致(图 6-7)。由于这个过程比较快,又称为生长素的快反应。例如用生长素处理

燕麦胚芽鞘后约 15 min,其生长速率就明显增加。

基因表达学说认为,生长素通过促进核酸、蛋白质的合成而影响细胞的持续生长。这个过程需要较长时间,故称为生长素的慢反应。实验表明,以生长素处理豌豆上胚轴,3 d 后,顶端 1 cm 处的核酸包括脱氧核糖核酸(DNA)和核糖核酸(RNA)以及蛋白质含量均比对照(没有用生长素处理的)有明显的增加。并且当用 RNA 合成抑制剂(放线菌素 D)和蛋白质合成抑制剂(环己酰亚胺)处理时,均可发现抑制 RNA 和蛋白质合成的百分数与抑制生长素诱导伸长生长的百分数几乎是平行下降的(图 6-8)。这就表明生长素诱导细胞的持续生长,不仅要增加细胞壁的可塑性,而且要增加新的细胞壁物质,它包括细胞壁的组分,也包括合成细胞壁组分的多种酶。

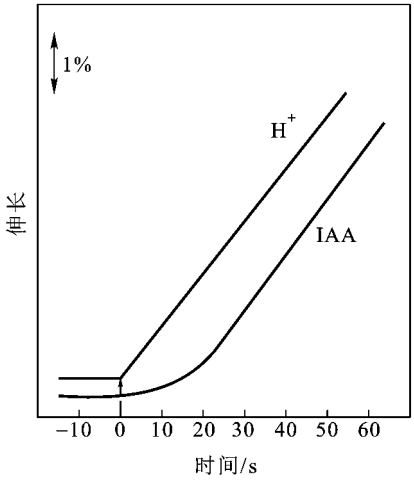


图 6-7　10^{-5} mol/L IAA 和 10 mmol/L 柠檬酸缓冲液(pH 为 3.0)对燕麦胚芽鞘伸长的影响(自高煜珠等)

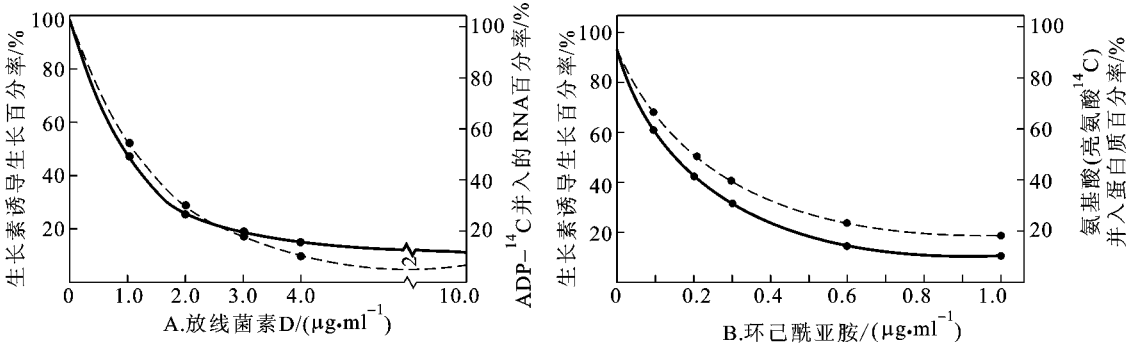


图 6-8　生长素诱导的生长和 mRNA 合成被放线菌 D(A)及蛋白质合成被环己酰亚胺(B)平行抑制作用(自周燮等)
图中实线表示生长百分数,虚线表示合成百分数

随着研究深入,生长素作用过程和作用机理得到进一步的揭示。如图 6-9 所示,生长素作用的步骤分为 6 步,假说 1 认为,IAA 与受体结合后将生长信号传导给第二信使(步骤 1),如 IP3,DG 和 Ca·CaM,直接活化质膜中原有的 H^+-ATP 酶,使 H^+ 分泌到细胞壁中引起细胞壁的扩展,反应迅速;假说 2 认为,第二信使激活 H^+-ATP 酶基因的表达,在粗糙内质网上合成该蛋白质,然后将其转运到质膜中,水解 ATP 并分泌 H^+。除 H^+-ATP 酶分子外,生长素也促进其他 RNA 和蛋白质合成,为原生质体和细胞壁的合成提供原料,保持持续生长。

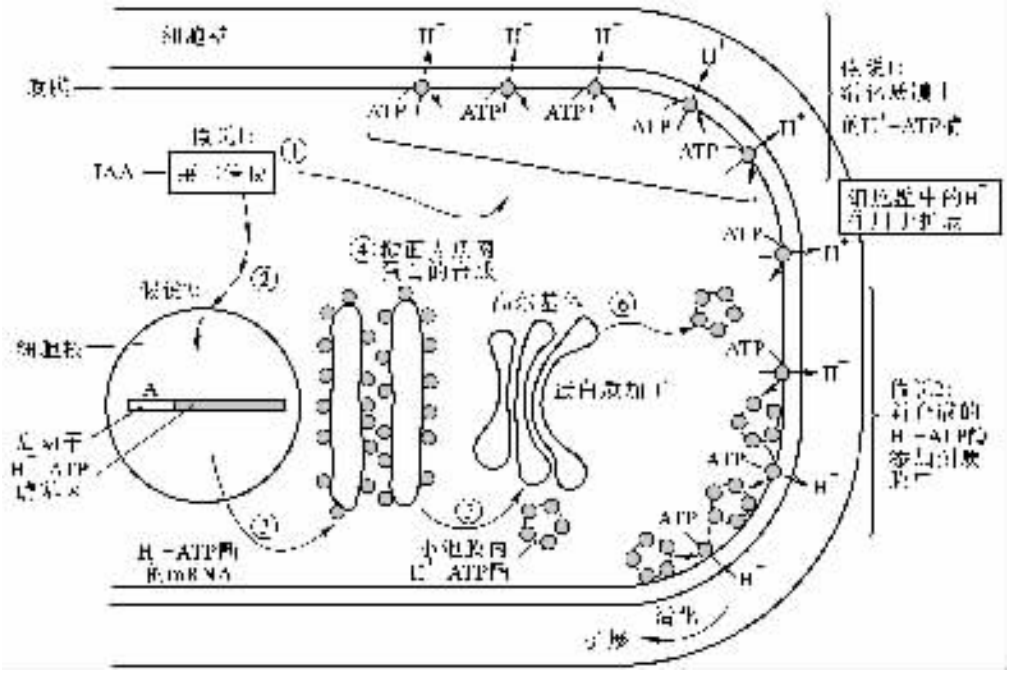


图 6－9 生长素诱导 H^+ 分泌的模式(自 Taiz 和 Zeiger)

二、赤霉素和细胞分裂素

(一) 赤霉素

赤霉素是在研究水稻恶苗病的过程中发现的。患恶苗症的水稻植株异常徒长是由一种叫做赤霉菌(*Gibberella fujikuroi*)的分泌物所引起的。1938 年日本人薮田贞次郎等成功地从水稻赤霉菌的分泌物中分离出了这种可以引起稻苗徒长的物质,并定名为赤霉素(Gibberellin,简称 GA)。现已经报道了 126 种赤霉素,分别简称为 GA_1,GA_2,GA_3,…,GA_{126}。赤霉素在植物界中普遍存在。

所有的赤霉素在化学结构上都有共同的基本结构,即赤霉烷,由 4 个碳环组成。在赤霉烷环上由于双键、羟基数目和位置的不同,就形成了各种赤霉素。以含碳原子数目的不同,又可分为 C_{19} 和 C_{20} 两类赤霉素(图 6－10)。C_{19} 类赤霉素的生理活性高于 C_{20} 类赤霉素。常用的赤霉素是 GA_3。

在生殖器官中赤霉素含量可达 10 μg/g 鲜重,但在茎、根等营养器官中仅 1 ~ 10 ng/g 鲜重,故不易提取大量产品,而且其结构又复杂,难于人工合成。所以,现在人工生产的赤霉素主要是通过赤霉菌的液体培养方法提取的。赤霉素在高等植物体内主要是在生长中的种子、果实、幼茎和幼根中合成的。合成的自由型赤霉素亦可以和糖和蛋白质结合而形成束缚型赤霉素。但束缚型赤霉素不具生理活性,

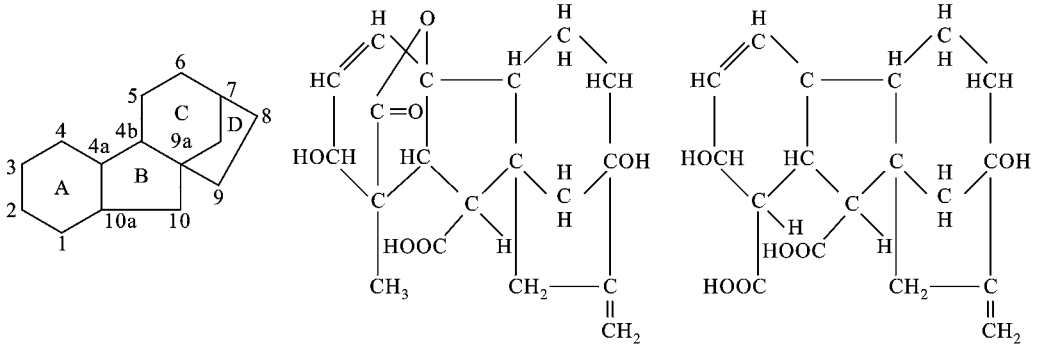


图 6－10　赤霉烷环，19 个碳原子赤霉素（GA_3）和 20 个碳原子赤霉素（GA_{53}）结构示例

只有水解形成自由型赤霉素时才具生理活性。在成熟的种子中，赤霉素呈束缚型，而在萌发的种子中自由型赤霉素含量增高，则是一部分由束缚型水解而来，一部分是在胚中重新合成的。

赤霉素合成的前体物质是甲羟戊酸，由甲羟戊酸经过一系列转化后生成内根－贝壳杉烯、GA_{12}－7－醛。GA_{12}－7－醛是各种 GA 的前身，由此分支可形成各种 GA。

赤霉素纯品为无色结晶粉末，易溶于酒精、甲醇、丙酮、冰醋酸等，难溶于水。一般说来，赤霉素在较低温度和适度酸性条件下比较稳定，遇碱便中和失效，所以在配制、贮存和使用时，要注意避免高温以及过高、过低的 pH 条件，以免造成活性降低和转变成无生理活性的物质。

赤霉素能显著促进许多植物如玉米、豌豆、油菜等的节间伸长。分析 3 个遗传型品系油菜的赤霉素平均含量（包括 GA_1 和 GA_3）可以看出，矮化品系的只有正常品系的 36%，而高秆品系的却是正常品系的 3 倍。外源施加赤霉素处理矮生植物能使植株长高也早已得到证实。一般认为赤霉素促进节间伸长的作用，主要是促进细胞伸长，但对细胞分裂与分化也有促进作用。赤霉素促进细胞伸长和生长素促进细胞伸长的机理有所不同。赤霉素能促进种子的萌发，主要是通过促进多种水解酶如 α－淀粉酶、β－淀粉酶、蔗糖酶等，这些酶促进贮藏物质分解，提供了种子萌发时所需要的物质和能量（图 6－11）。例如以赤霉素处理大麦种子，其糊粉层内 α－淀粉酶在 8 h 就显著增加，而 α－淀粉酶的 mRNA 含量在 1 h 内就显著增加，在 20 h 其含量比对照可增加 50 倍。

赤霉素还能促进两性花的雄花形成，单性结实，某些植物的开花和座果，抽薹等。并抑制植物的成熟和衰老。

（二）细胞分裂素

细胞分裂素的发现源于烟草髓部的组织培养，Skoog 和崔澂发现在培养基中加入酵母提取液可促进烟草髓组织的细胞分裂，研究证实是 DNA 的降解产物 N_6－呋喃甲基氨基嘌呤完成这一作用的，故称为激动素（kinetin）。激动素的这一发

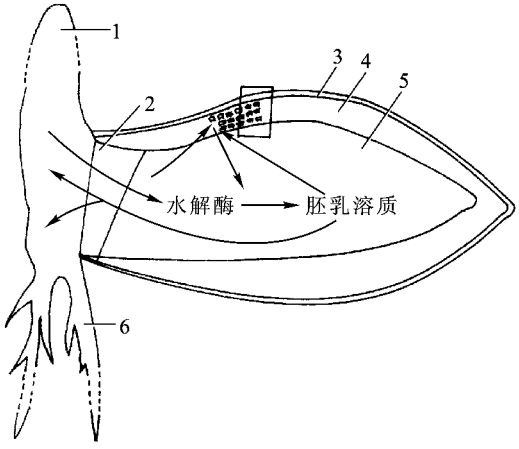
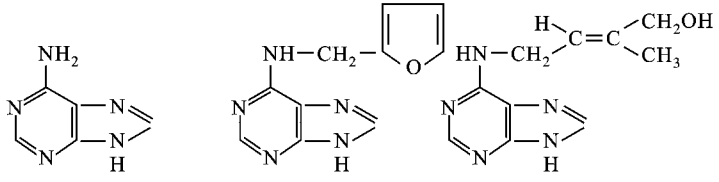
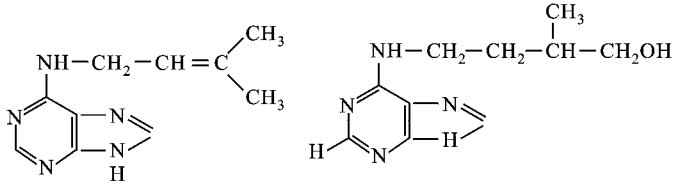


图 6-11 大麦籽粒中赤霉素的作用(自 Wilkins)

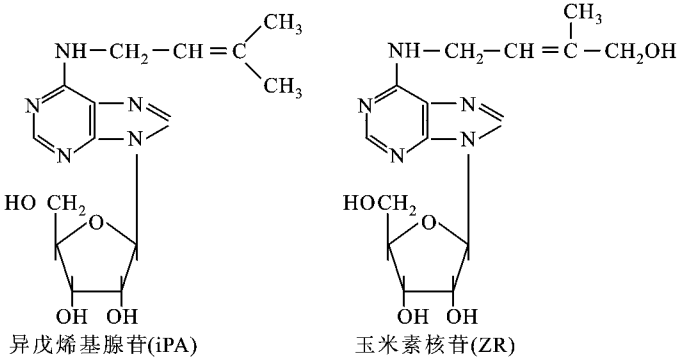
1. **胚芽鞘** 2. **盾片** 3. **种皮果皮** 4. **糊粉层** 5. **淀粉胚乳** 6. **根**



腺嘌呤(Ade) 激动素(N_6-呋喃甲基腺嘌呤)(KT) 玉米素(Z)



异戊烯基腺嘌呤 二氢玉米素



异戊烯基腺苷(iPA) 玉米素核苷(ZR)

图 6-12 几种细胞分裂素物质的分子结构

现促进了从植物分离天然细胞分裂素的研究。后来从甜玉米中分离到了一种类似物质，为 N_6－(4－羟基－3－甲基－反式－2－丁烯基氨基)嘌呤，亦称玉米素(zeatin)，具有促进细胞分裂的作用。相继，又发现了异戊烯基腺嘌呤、异戊烯基腺苷等等。于是，人们现在把具有与激动素相同生理活性的所有物质统称为细胞分裂素(cytokinin，简称 CTK)(图 6－12)。从化学结构上讲，细胞分裂素是腺嘌呤(即氨基嘌呤)的衍生物。

细胞分裂素在植物体中的含量通常为每 g 鲜重材料含 1 ~ 1000 ng。根尖是细胞分裂素合成的主要部位，顶芽、幼叶、未成熟的种子等细胞分裂旺盛的组织、器官也是合成细胞分裂素的部位。根部产生的细胞分裂素由木质部导管向顶运输到其他部分。

细胞分裂素的生理作用也极其广泛。它表现为促进细胞分裂，诱导芽分化，消除顶端优势，促进侧芽生长，抑制叶绿素降解，延缓老化及促进营养物质运输等。

三、脱落酸和乙烯

生长素、赤霉素和细胞分裂素的发现，解释了植物的生长、顶端优势与向性运动等，但难以解释器官的休眠、植物的衰老等生理现象。这些生理现象的解释还牵涉到植物体内的另外两类植物激素——脱落酸和乙烯。

(一) 脱落酸

脱落酸是在研究棉桃的脱落和槭树的休眠过程中发现的。1964 年美国 Addicott 等从未成熟的棉桃中分离出一种物质，它可以促使棉桃的早熟脱落和最终脱落，故称脱落素Ⅱ(在这之前，还有人发现了一种促进棉花落叶的物质)。几乎在同时，英国的 Wareing 等也从槭树叶片中分离出一种物质，它可以导致芽的休眠，故称休眠素。后来证实脱落素Ⅱ和休眠素是同一种物质，统一称为脱落酸(abscisic acid，简称 ABA)。

ABA 是以异戊二烯为基本单位的倍半萜羧酸，化学名称为 5－(1′－羟基－2′，6′，6′－三甲基－4′－氧代－2′－环己烯－1′基)－3－甲基－2－顺－4－反－戊二烯酸(图 6－13)。易溶于甲醇、乙醇、丙酮中，但难溶于石油醚和水中。由于含有一个不对称碳原子(1′位)，故可形成两种旋光异构体——(＋)－ABA 和(－)－ABA。它们具有不同的生理活性。脱落酸主要在根冠和衰老的叶片中合成，但分布在各器官和组织中，其含量大多为每 g 鲜重中 10 ~ 50 ng。

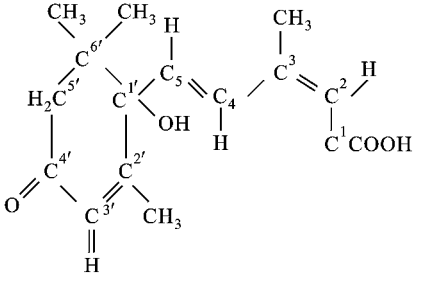


图 6－13　脱落酸的分子结构

虽然脱落酸是在研究棉桃脱落的过程中发现的，并且长期以来认为脱落酸是一种抑制型激素，但现在已经认识到控制植物器官脱落的内源激素是乙烯与生长

素,并且脱落酸是一种具有多种生理功能的内源激素。

脱落酸能诱导多种木本多年生植物的休眠,启动这一过程的主要因素是日照时数的减少。当日照时数低于某一阈值时,植物体内的脱落酸就会形成,从而引起芽的一系列变化而进入休眠状态。用 ABA 缺陷型的拟南芥突变体实验,亦可证实 ABA 具有促进种子休眠的作用。脱落酸在气孔关闭中起主导作用。在干旱、水涝或盐渍等条件下,植物体内的 ABA 都明显增加。例如小麦正常叶片 ABA 含量为 44 $\mu g \cdot kg^{-1}$(鲜重),在干燥气流中使叶片萎蔫 4 h,ABA 含量就会上升到 257 $\mu g \cdot kg^{-1}$(鲜重)。ABA 的上升使保卫细胞内 K^+,Cl^-和 Ca^{2+}等浓度都发生了很大变化,从而使气孔关闭,降低了叶片的蒸腾速率。

脱落酸还能诱导种子贮藏蛋白的合成,促进水稻中胚轴的伸长,促进光合产物运向发育着的种子,促进根系的吸水与促进某些果实的成熟等。

(二) 乙烯

乙烯的发现可以追溯到 20 世纪初。在研究青绿柠檬成熟的过程中,人们就推测"煤炉气"中的乙烯有加快果实成熟的作用。1935 年前后,Gane 等证实了乙烯是果实成熟时的产物,它可以促进果实自身的成熟。到 20 世纪 60 年代后,由于气相色谱技术可以检测出 10^{-9} mol/L 乙烯浓度,才对乙烯的生物合成及多种生理作用的研究有了进一步的认识,并公认乙烯(ethylene,简称 Eth)是一种植物激素。

乙烯($CH_2=CH_2$)是最简单的烯烃。在植物的根、茎、叶、花和果实种子中都有乙烯存在,但其含量只在 0.1 ~ 10 nl/(g·h)范围内。乙烯在成熟的组织及正在分裂生长中的组织里则含量较高。几乎在所有的不良环境条件下(如切割、病害、旱害、涝害、低温、高温),植物体的各部分都具有合成乙烯的能力。乙烯的合成前体是蛋氨酸。乙烯的前身是 1-氨基环丙烷-1 羧酸(ACC)。有人认为 ACC 也具有植物激素的作用。

乙烯与苹果、梨、香蕉等果实的成熟密切相关。在幼嫩果实组织中乙烯含量很低,当果实成熟时,乙烯的形成迅速增加,使呼吸代谢加强,引起果实果肉内有机物的强烈转化,并最后达到可食状态。用乙烯催熟香蕉、苹果等果实,或用除去乙烯、阻止乙烯的形成等方式去延缓果实的成熟,在生产上都已广泛应用。在植物基因工程中,将 ACC 酶的反义 RNA 基因转化番茄细胞,转基因番茄的乙烯含量降低,延长了果实的贮存期。

乙烯对植物器官(如叶片、果实)的脱落有极显著的促进作用。这主要是由于乙烯能促进离层中纤维素酶的合成,并促使该酶由原生质体释放到细胞壁中,引起细胞壁分解。乙烯还能调节茎伸长生长。将黄化豌豆幼苗放在微量乙烯气体中,其上胚轴就表现出"三重反应"(triple response):抑制茎的伸长生长;促进横向加粗;负向重力性消失,上胚轴向水平方向生长(图 6-14)。三重反应是乙烯的典型的生物学效应,由于在不同的乙烯体积分数下所表现的反应有明显差异,所以可作为乙烯生物鉴定的方法。乙烯还可促进许多植物(如花生及一些杂草)种子的萌发,促进某些植物(如菠萝)的开花,亦能促进块茎块根休眠的解除,促进某些植物(如橡胶树)次生物质的分泌。

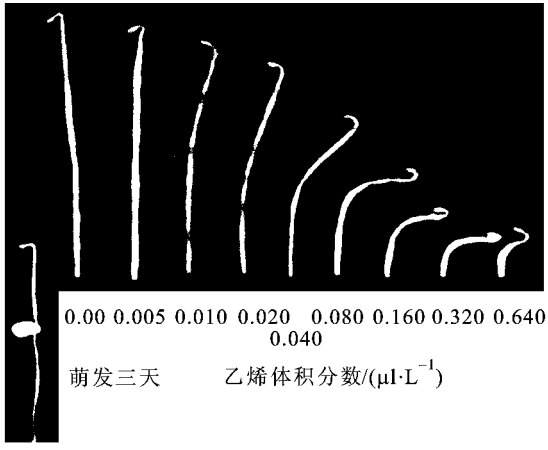


图 6－14　不同体积分数乙烯对黄化豌豆幼苗的抑制作用(自潘瑞炽等)

四、激素间的相互作用

植物激素对植物生长发育过程的调节和控制,在大多数的情况下,不是各自单独地发挥作用,而是通过复杂的途径综合和协调地调节着植物的生长发育进程。植物激素间的相互作用可以表现为协同、颉颃、反馈和交替。

协同即一类激素的存在可以增强另一类激素的生理效应。如生长素和赤霉素对茎切段伸长生长的影响,表现增效作用(图 6－15)。赤霉素可以促进生长素的合成,并可以提高生长素的含量。

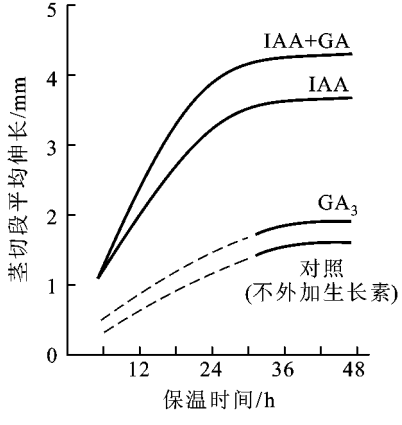


图 6－15　生长素和赤霉素对离体豌豆节间切段伸长生长的效应(自周燮等)

颉颃即一类激素的作用可抵消另一类激素的作用。如赤霉素诱导大麦 α－淀粉酶的合成,促进种子萌发的作用,可被脱落酸抑制;脱落酸对生长的抑制作用可被细胞分裂素所消除。另外,生长素与细胞分裂素对植物顶端优势有相反的效果;生长素与乙烯对叶片脱落也有相反的作用。

反馈即一类激素影响到另一类激素的水平后,又反之影响原激素的作用。例如超适浓度的生长素可以促进乙烯的形成,而乙烯产生一定数量之后,又反而抑制生长素的合成和运输,使生长素浓度下降,二者成负反馈系统。

交替即几类植物激素在植物生长发育过程中相继地起着特定的作用,而共同地调节着植物性状的表现。例如小麦籽粒发育过程中,几种植物激素顺序出现高

峰,其变化规律正好与籽粒发育相适应(图 6-16)。

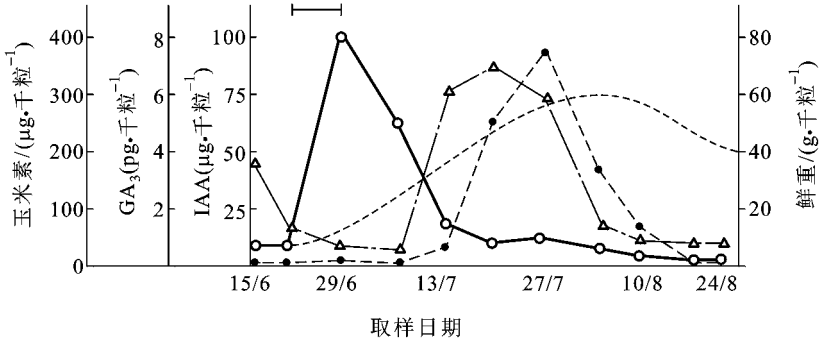


图 6-16 小麦籽粒不同生育时期玉米素(○)、赤霉素(△)、生长素(•)含量的变化(自潘瑞炽等)
虚线表示籽粒千粒重的变化

实际上,植物激素间的相互作用远比以上几种类型复杂。如前已述及的细胞分裂素与生长素的比值控制着烟草愈伤组织的生长与分化,表明不同激素的比值影响着植物生长发育的进程。这方面的实例还有,ABA/GA 的比值影响石刁柏茎切段的生根,Eth/GA 的比值影响黄瓜雌雄花的分化,GA/IAA 的比值影响烟草髓部形成层的分化等等。两种激素之间的相互关系还会受第三种激素的影响,如生长素提高乙烯合成效率受细胞分裂素的促进。各种激素在不同环境条件下如光照、干旱、受涝等还会受很多影响。因此,在研究分析各种激素对植物生长发育过程的影响时,需要充分考虑激素间相互的关系,还要充分考虑环境对激素的影响。植物除含有上述 5 类激素外,还含有很多微量有机化合物,在不同情况下对植物生长发育表现特殊的调节作用,如油菜素甾体类、多胺类与茉莉酸类等,它们对植物生长发育的调节作用还在研究之中。它们与激素也有相互作用,并综合影响着植物的生长发育进程。

生长抑制物质在农业上的应用

生长抑制物质是指对营养生长有抑制作用的化合物。用生长抑制物质处理植物后,可以形成更为合理的群体结构,以获取更多光能或增强植物对不良环境的抗性。生长抑制物质根据其抑制生长的作用方式的不同,可以分为生长抑制剂(growth inhibitor)和生长延缓剂(growth retardant)两大类。前者作用于顶端,通过对顶端分生组织的破坏,而使其顶端停止生长,它们对顶端分生组织的破坏很难被赤霉素类物质逆转。后者作用于近顶端,通过对近顶端分生组织的破坏,使其细胞分裂和扩大受到抑制。处理后的植株,其节间缩短,株型紧凑。外施赤霉素类物质可以逆转其抑制效应。

常用的生长抑制剂有马来酰肼(MH)、三典苯甲酸(TIBA)和整形素(morphactin)等。MH可用于抑制马铃薯、洋葱和大蒜的发芽。TIBA可用于促进大豆花芽的分化,并可用于抑制甘蓝和莴苣的抽薹和开花。

常用的生长延缓剂有矮壮素(CCC)、多效唑(PP333)和比久(B9)等。CCC能抑制赤霉素生物合成过程中的GGPP环化为CPP的过程,也可以抑制CPP转变为贝壳杉烯过程,是一种抗赤霉素剂。CCC可防止小麦、水稻和棉花等徒长倒伏。PP333的靶酶是贝壳杉烯氧化酶,它主要是抑制GA的生物合成,也影响ABA,CK,Eth和多胺的合成,广泛地用于果树、花卉、蔬菜和大田作物上。应用于稻田能改善株型,增加有效穗数,减少倒伏,有显著的经济效益;应用于多种果树能增加花芽,提高座果率,改善品质;应用于多种花卉,能矮化株型,增加花数。

生长抑制物质对农业生产有着不可低估的贡献,未来仍将具有广阔的应用前景。今后的研究仍然应该是基础研究和应用研究相结合。既要注重内源激素的代谢及机理的研究,又要注重各种生长抑制物质的形态生理效应,还要研究各种药剂的吸收、运转,药剂浓度、环境因素与药效的关系以及残留毒和环境保护等问题。生长抑制物质的研究,和其他植物生长物质的研究一样,也许会成为21世纪农业生产的突破口。

参考文献

1. 李宗霆,周燮. 植物激素及其免疫检测技术. 南京:江苏科学技术出版社,1996
2. 程炳嵩. 植物生理与农业研究. 北京:中国农业科技出版社,1995

(张崇浩　北京师范大学生命科学学院　教授)

第二节　植物的营养生长及其调控

植物的一生始于受精卵的形成,受精卵形成后就意味着新一代生命的开始。但由于农业生产上常以种子萌发作为新一代生命的开端,所以讨论植物的一生也常从种子萌发开始。

一、种子萌发

种子萌发是一株最幼嫩的植物(胚)重新恢复其正常生命活动的表现。它是种子在适宜的环境条件下,度过休眠的种子从静止状态转变为活跃状态,开始了胚的生长过程。在形态学上表现为幼胚恢复生长,幼根、幼芽突破种皮并向外伸展;而在生理上则是从异养生长转为自养生长的剧烈转化。种子萌发受内部生理条件和外在环境条件的影响。内部生理条件主要是种子的休眠和种子的生活力。

(一) 种子的休眠

一般地说,种子休眠有两种情况:一种是种子已具有发芽的能力,但因得不到发芽所必需的基本条件,而被迫处于静止状态,此种情况称为强迫休眠。一旦外界条件适宜,处于休眠的种子即可萌发。另一种是种子本身还未完全通过生理成熟阶段,即使供给合适的发芽条件仍不能萌发,此种情况称为深休眠或生理休眠。种

子休眠的原因主要有胚外包被组织的不透水、不透气以及过分坚硬；胚的分化发育不完全或生理上未完全成熟；存在有机酸、生物碱等抑制物质。生产上应针对这些原因采取针对性措施，例如机械破损、低温层积处理或用化学药剂处理等法，促使这些休眠的种子萌发。

种子在贮藏期间，其生命活动并未停止。胚细胞内部仍在缓慢地进行着多种物质代谢活动。在干燥、低温、缺氧条件下，种子保持着良好的发芽潜力即生活力。但在高温、多湿、氧气充足的情况下，种子内部呼吸强烈，大量消耗着贮藏的养分，同时还会使有毒的代谢物质积累，膜系统发生破坏，胚内代谢系统全部紊乱。这将使种子丧失生活力。种子从成熟到丧失生活力所经历的时间即称种子的寿命。不同的种子，不同贮藏条件下的种子，其寿命差异很大。

（二）种子萌发的条件和生理变化

度过休眠并具生活力的种子，在足够的水分、适宜的温度和充足的氧气条件下就能萌发。

1. 水分

风干种子含水量很低，一般只有其总质量的 10% ~12%，内部细胞质呈凝胶状态，生理代谢活动很微弱，生命活动处于相对静止状态。因此，种子要萌发，重新恢复其正常的生命活动，就必须吸收足够的水分。水对种子萌发的作用在于：① 使种皮膨胀柔软，增强对氧气、二氧化碳等物质的透性，既有利于胚进行旺盛的呼吸，也有利于胚根、胚芽突破种皮；② 使细胞质从凝胶状态转变为溶胶状态，各种酶也由钝化变为活化状态，有利于呼吸、物质转化和运输等活动的加快；③ 水分参与了复杂的贮藏物质的分解，并能促进分解产物运送到正在生长的幼胚中去，为幼芽、幼根细胞的分裂和伸长提供了足够的养分和能源。

种子萌发的吸水过程可以分为 3 个阶段。开始是种子内的胶体物质所引起的急剧吸水过程，为吸涨吸水的物理过程，与种子的代谢作用无关；随后是吸水的停滞期，这时种子内代谢活动增强；当胚根突破种皮，胚体迅速增大时又再次急剧地吸水，此时为渗透吸水的生理过程。

种子的化学成分将影响种子的吸水。例如蛋白质含量高的种子，因蛋白质分子上亲水基团（如—OH，$-NH_2$，—COOH 等）多，故吸水要多。大豆种子萌发时要求的最低吸水量为其风干重的 120%，而小麦为 60%，水稻为 35% ~40%。种皮的结构以及土壤的温度、含水量、溶液浓度等都会影响种子的吸水。

2. 适宜温度

种子萌发是旺盛的物质转化过程。它包含贮藏物质在酶的催化下的降解过程，其降解产物将运输到正在生长的幼胚中，供作幼胚生长的营养物和能源；也包含其降解产物在酶的催化下合成新的细胞物质的过程。而酶所催化的任何一个生化过程都要求一定的温度条件，所以温度也制约着种子萌发。

种子萌发时存在最低、最高和最适温度。最低和最高温度是种子萌发的极限温度。低于最低温度和高于最高温度，种子就不能萌发，它们是农业生产中决定不同作物播种期的主要依据。最适温度是指在短时间内使种子萌发达到最高百分率

的温度。种子萌发的温度三基点，随植物种类和原产地的不同会有很大的差异。

3. 充足的氧气

大多数种子需要空气含氧量在 10% 以上才能正常萌发，但需氧程度又因种子的化学成分而有所不同。脂肪含量较高的种子（如花生、棉花）在萌发时需氧量要比淀粉类种子要高，因此这类种子宜浅播。

种子萌发所需要的氧气通常是从土壤的空隙中得到的。若土壤板结或水分过多，易造成氧气不足，种子则只能进行无氧呼吸。这样不仅有机物利用不经济，还会因酒精积累过多使种子中毒，严重影响种子萌发。及时松土排水，改善土壤通气条件，是促进种子萌发、培育壮苗的有效措施。

4. 喜光种子和喜暗种子

一些种子如莴苣、烟草种子需要在一定光照下才能萌发，这类种子称为喜光（或需光）种子。相反，一些种子如茄子、番茄、苋菜、黄瓜、西葫芦等种子，在光照下萌发反而受到抑制，只有在相对长的黑暗下才能萌发，故这类种子称为喜暗（或需暗）种子。

在研究需光种子（莴苣）萌发时，人们发现了一个有趣的现象（表 6－1）。即当用波长为 660 nm 的红光照射种子时，会促进种子萌发；而当用波长 730 nm 的远红光照射种子，则会抑制种子萌发；在红光照射后，再用远红光处理，萌发也受到抑制，即红光作用消除了。如果用红光和远红光交替多次处理，则种子发芽状况取决于最后一次处理的是哪种波长的光。这种影响，与第四节所讲的光敏色素有关。

表 6－1　红光（R）和远红光（FR）的反复照射对莴苣种子萌发的影响（在 26 ℃下连续地以 1 min 的红光和 4 min 的远红光照射）

照　　射	发芽率/%
R	70
R + FR	6
R + FR + R	74
R + FR + R + FR	6
R + FR + R + FR + R	76
R + FR + R + FR + R + FR	7

二、植物的生长和运动

随着种子的萌发与出苗，植物从异养生长转为自养生长，进入了营养生长阶段。由于细胞分裂和新生的细胞体积的加大，幼苗就迅速地长大。与此同时，随着细胞的分化，植物各器官的分化也就越来越明显，并最后长成为一新的植株。

通常认为，植物的生长是一个体积和质量不可逆的增加过程。死的种子吸水膨胀，体积和质量也会增加，但它干燥后仍可恢复原来状态，这种可逆的体积和质量的增加不能叫生长。生长通常伴随着植物干物质的增加。但要注意，在种子萌

发时,由于种子大量吸收水分,其鲜重和体积确实也明显增加,但在绿叶形成以前,因呼吸消耗大量有机物,其干重反而减少。这时,胚内有原生质的增长和新细胞的形成,当然仍属生长现象。因此上述生长的定义是指大多数和相对而言。

考察植株生长的特点,应该注意它的周期性和相关性。

(一) 周期性

植株的生长周期性表现为生长大周期、季节周期性和昼夜周期性。

1. 植物生长大周期

在植物生长过程中,无论是细胞、器官或整个植株的生长速率都表现出慢—快—慢的规律。即开始时生长缓慢,以后逐渐加快,达到最高点后又减缓以至停止。生长的这 3 个阶段总合起来称为生长大周期(grand period of growth)。如果以时间为横坐标,生长量为纵坐标,则植物的生长呈 S 形曲线。大麦的生长曲线如此,根的生长曲线也是如此(图 6-17)。

器官的生长为什么能表现出生长大周期?这应从细胞的生长情况来分析。器官开始生长时,细胞大多处于细胞分裂期,由于细胞分裂是以原生质量的增多为基础的,原生质合成过程较慢,所以体积加大较慢。但是,当细胞转入伸长生长时期,由于水分的进入,细胞的体积就会迅速增加。不过细胞伸长达到最高速率后,就又会逐渐减慢以至最后停止。

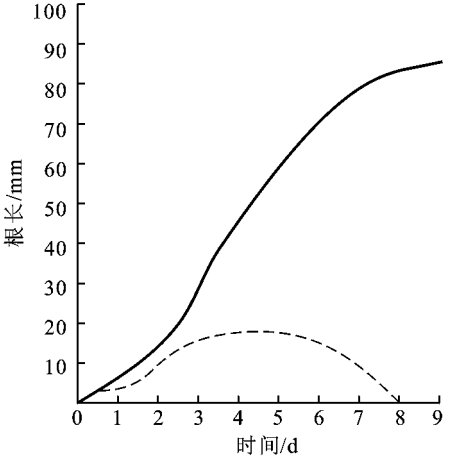


图 6-17 蚕豆根的生长曲线(自潘瑞炽等)
实线是总长度,虚线是增长率

植株一生的生长表现为 S 生长曲线,产生的原因比较复杂,它主要与光合面积的大小及生命活动的强弱有关。生长初期,幼苗光合面积小,根系不发达,生长速率慢;中期,随着植物光合面积的迅速扩大和庞大根系的建立,生长速率明显加快;到了后期,植株渐趋衰老,光合速率减慢,根系生长缓慢,生长渐慢以至停止。

根据生长大周期规律,可以采取相应措施,促进或抑制器官以至整株植物的生长。例如促进稻麦植株的生长,必须在中期的开始保证充足的水肥供应,晚了就来不及快速生长。例如防止小麦倒伏,必须在穗分化之前,晚了就会影响小麦穗的生长。

植物生长量可以植物器官的鲜重、干重、长度、面积和直径等表示。生长积量则是生长积累的数量,即是植物材料在测定时的实际数量,它相当于植物的长相。而生长速率是表示生长的快慢,它相当于植物的长势,有绝对生长速率和相对生长速率两种表示。前者是指单位时间内的绝对增长量,例如果实每天增加的直径数;后者是指单位时间的增长量与原有植株量的百分率。例如植物某生育期每株重

10 g，每天增重 1 g，相对生长速率为 10%；到另一生育期时每株重 50 g，虽然每天增重 2.5 g，但相对生长速率只有 5%。这样计算易于比较不同时期或不同地块上某些农业措施对作物生长的实际影响，有实践意义。

2. 季节周期性

无论是一年生作物或是多年生植物的营养生长，都或多或少地表现出明显的季节性变化。例如一年生作物的春播、夏长、秋收与冬藏；又如多年生树木的春季芽萌动、夏季旺盛生长、秋季生长逐渐停止与冬季休眠。周而复始，年复一年。植物这种在一年中的生长随着季节而发生的规律性变化，称季节周期性（seasonal periodicity）。它主要受四季的温度、水分、日照等条件影响而通过内因来控制。春天开始，日照延长、气温回升，组织含水量增加，原生质从凝胶状态转变为溶胶状态，生长素、赤霉素和细胞分裂素从束缚态转化为游离态，各种生理代谢活动大大加强，一年生作物的种子或多年生木本植物的芽萌动并开始生长。到了夏天，光照和温度进一步延长和升高，其水分供应又往往比较充足，于是植物旺盛生长，并在营养器官上开始孕育着生殖器官。秋天来临，日照明显缩短，气温开始下降，体内发生着与春季相反的多种生理代谢变化，脱落酸、乙烯逐渐增多，有机物从叶向生殖器官或根、茎、芽中转移，落叶、落果，一年生植物的种子成熟后进入休眠，营养体死亡，而多年生木本植物的芽则进入休眠。植物的代谢活动随着冬季的来临降低到很低水平，并且休眠逐渐加深。植物生长的季节周期性是植物在长期进化发展中，对于相对稳定的季节变化所形成的主动适应。

3. 昼夜周期性

植物的生长速率按昼夜变化发生的有规律的变化，为昼夜周期性（daily periodicity）。影响植物昼夜生长的因素主要是温度、水分和光照。在一天的进程中，由于昼夜的光照强度和温度高低不同，体内的含水量也不相同，因此就使植物的生长表现出昼夜的周期性。例如茎的伸长、叶片扩大和果实的增大等都有这种特点。至于植物在白天长得快，还是晚上长得快，要具体分析，这取决于诸因素中的最低因素的限制。从玉米植株生长昼夜周期性的变化，可以看到在不缺水的情况下，生长速率和温度的关系最密切，植株在温暖白天的生长较黑夜为快。在这里，日光对生长的作用，主要是提高空气的温度和蒸腾速率，从而影响植株的生长。在中午，适当的水分亏缺降低了生长速率。因此，一天中玉米的生长速率呈现了两个高峰（图 6－18）。但在水分不足的情况下，白天蒸腾量大，光照又抑制植物的生长，白天生长会较慢，而黑夜较快。昼夜的周期性变化在很大程度上取决于环境条件的周期性变动。

（二）相关性

高等植物是多器官的有机体，各个器官和各个部位之间存在着相互依赖、相互制约的关系，并在生长上表现相关性。

1. 地下部分（根）和地上部分（茎、叶）的相关

在植物的生活中，地下部分和地上部分的相互关系首先表现在相互依赖上。地下部分的生命活动必须依赖地上部分产生的糖类、氨基酸、维生素和某些生长物

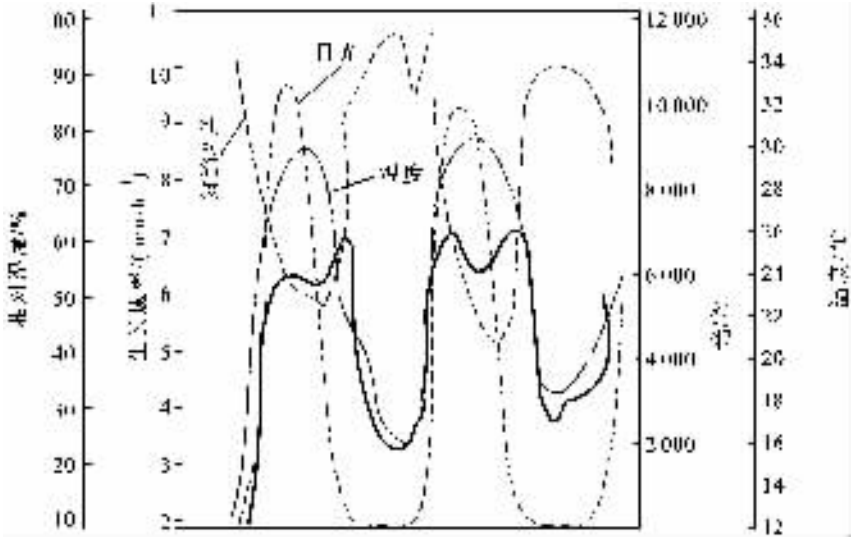


图 6－18 在晴天和土壤湿度适宜的情况下,田间玉米生长的昼夜周期性变化
图中粗线表示玉米的生长情况

质,而地上部分的生命活动也必须依赖地下部分吸收的水肥以及产生的氨基酸和某些生长物质。地下部分和地上部分在物质上的相互供应,使得它们相互促进,共同发展。“ 根深叶茂 ”、“ 本固枝荣 ”等就是对这种关系最生动的说明。

地下部分和地上部分的相互关系还表现在它们的相互制约。除了两部分的生长都需要营养物质会表现竞争性的制约外,还会由于环境条件对它们的影响不同而表现不同的反应。例如当土壤含水量开始下降时,地下部分一般不易发生水分亏缺而照样生长,但地上部分茎、叶的蒸腾和生长常发生水分供不应求而明显受到抑制。

地下部分和地上部分的质量之比,称为根冠比。虽然它只是一个相对数值,但它可以反映出栽培作物的生长状况,以及环境条件对作物地下部分和地上部分的不同影响。一般说来,温度较高、土壤水分较多、氮肥充足、磷肥供应较少、光照较弱时,常有利于地上部分的生长,所以根冠比降低;而在相反的情况下,则常有利于地下部分的生长,所以根冠比增大。农业生产上常以根冠比作为控制协调地下部分与地上部分生长的参考数据。萝卜、甜菜、甘薯等作物,既要求整个植株生长茂盛,又要求有较大的根冠比才能增加地下部分的产量,所以栽培这类作物时,常通过各种措施改变其根冠比。一般前期约为 0. 2,接近收获期约为 2 较适宜。

2. 主茎和分枝的相关

植物的顶芽长出主茎,侧芽长出分枝。通常主茎的顶端生长很快,而侧枝或侧芽则生长很慢或潜伏不长。这种顶端生长占优势的现象称为顶端优势。顶端优势的强弱,因植物种类而不同。拟南芥和温室种植的洋紫菜(*Coleus*)植物基本上不存在顶端优势,侧芽形成就能持续生长形成侧枝;大豆和牵牛花植物表现中等程度的顶端优势,不用去顶或摘心,侧芽有一定程度的生长;向日葵、紫露草(*Tradescan-*

tia）和松、柏等植物具有很强的顶端优势，只有通过去顶或摘心才能消除对侧芽生长的抑制。

根系也具有顶端优势，主根对侧根生长产生抑制作用，如将根尖去掉，侧根就会迅速长出。蔬菜栽培上常常采用移栽的方法，把伸入到肥料和水分都不够多的耕作层下的主根砍断，新长出的侧根就可在表层土里吸收水肥。

对于顶端优势的作用机理，从 20 世纪初开始，人们从不同角度进行了深入研究，提出了以下不同假说。

（1）养分竞争假说　主要有 Went（1936）提出的养分转移假说，认为植物内源或外源施用的生长素，可以将植物生长所需的营养物质调向生长素的产生或施用部位，加强顶芽生长，从而使侧芽中的营养物质亏缺，导致其生长被抑制。

（2）生长素调控假说　生长素被发现后，许多研究者认为生长素含量和不均衡分布导致植物的顶端优势产生。生长素在茎顶端区域的细胞中合成，极性运输在侧芽中积累，抑制侧芽萌发。当去除这些茎尖，侧芽萌发、生长（图 6－19 B）。用生长素运输抑制剂处理后，处理部位下方的侧芽萌发（图 6－19 D）。但是，把生长素混入琼脂或羊毛脂中，涂抹在刚去除顶端细胞的茎顶端，可像整体情况一样抑制侧芽发育。这似乎表明生长素具有重要作用（图 6－19 C）。

（3）生长素和细胞分裂素协同调控假说　用细胞分裂素涂抹侧芽，促进侧芽萌发和生长，打破顶端优势（图 6－19 E）。去除茎尖后，侧芽中的细胞分裂素水平升高。例如，鹰嘴豆（*Cicer arietinum*）顶端优势消除后 6 h，玉米素核苷增加了 7 倍，24 h 增加了 25 倍。因此，侧芽的抑制和萌发受生长素和细胞分裂素相互颉颃的调控。

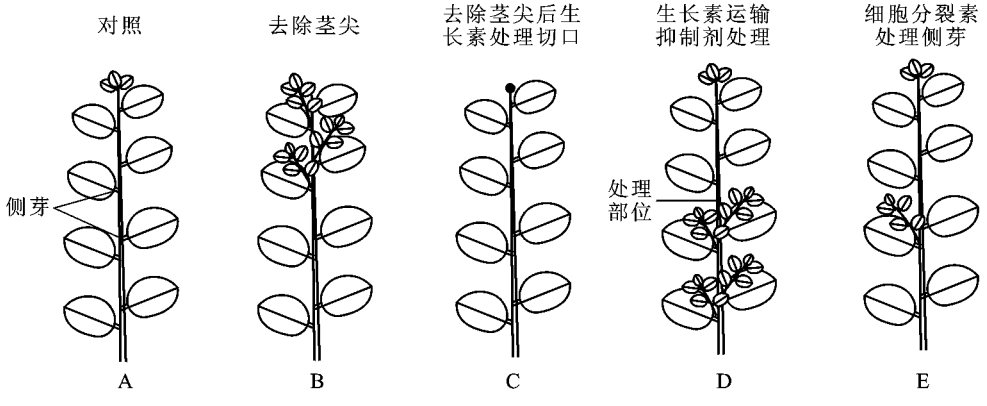


图 6－19　顶端优势及其调节（自 Leyser 和 Day）

3. 营养器官和生殖器官的相关

营养器官和生殖器官之间的相互关系也是表现为既相互依赖，又相互制约。营养生长是生殖生长的基础，根、茎、叶等器官只有健壮的生长，才能为花、果实、种子的形成和发育创造良好的条件。而果实和种子的良好发育则又为新一代的营养

器官的生长奠定了物质基础。营养器官与生殖器官的相互制约亦表现在对营养物质的争夺上。如果营养物质过多地消耗在营养器官的生长上,营养生长过旺,就会推迟生殖生长或使生殖器官发育不良,从而导致禾谷类作物的贪青晚熟和棉花、果树的落花落果。但如果营养物质过多地消耗在生殖器官的生长上,生殖生长过旺,也会影响营养器官生长势,导致生长量的下降,甚至导致植株的过早衰老和死亡。

合理调整二者的关系,使营养器官的生长和生殖器官的生长协调发展,在生产上具有重要的意义。如供应充足水肥,摘除花或花芽,或适当修剪,可以使以营养器官为收获对象的植物(如茶、桑、麻及叶菜类的蔬菜)获得丰产;棉花生产上可以通过整枝打顶、去除赘芽等措施,控制营养器官的生长,而保证棉铃、棉桃的生长等。果树生产上巧妙地利用两者的关系,可以消除"大小年"现象,获得年年丰产。

(三) 植物的运动

植物的生长亦能引起植物的运动。当然,高等植物的运动不能像动物那样自由地移动个体位置,它只是植物体的器官在空间发生位置和方向的变动。下面所要讨论的各种向性运动和一部分的感性运动,都是由生长不均匀而引起的运动。

1. 向性运动

向性运动(tropic movement)是指植物对外界环境中的单方向刺激而引起的定向生长运动。它主要是由于不均匀生长而引起的,因此切去生长区域的器官或者已停止生长的器官都不会表现向性运动。根据刺激的种类可以相应地分为向光性、向重力性、向水性和向化性等。

向光性是植物器官因单向光照而发生的定向弯曲能力。通常,幼苗或幼嫩的植株向光源一方弯曲,称正向光性;许多植物的根是背光生长的,称负向光性;而有些叶片是通过叶柄扭转,使自己处于对光线适合的位置,即表现横向光性。向光性是植物对外界环境的有利适应。

向光性产生的机理仍在研究中,传统的观点认为是生长素浓度的差异。光刺激生长素自茎顶端向背光面侧向运输,背光面的生长素浓度高于向光面,导致背光面的生长较快,发生向光弯曲。但近年来认为,向光性的产生是由于生长抑制物质如萝卜宁、萝卜酰胺、黄质醛等的分布不均匀而引起的。

向重力性是植物对地心引力的定向生长反应。根具有正向重力性,茎具有负向重力性。叶和某些植物的地下茎还有横向重力性。稻、麦倒伏后,能再直立起来是因为茎节有负向重力性的缘故。植物具有向重力性具有明显的生物学意义。

向水性和向化性,使植物的根系朝向水肥较多的区域生长,其生物学意义更是十分明确,农业生产上常加以利用。例如深层施肥的目的就是促使根向深处生长,以吸收更多的养分。又如蹲苗的采用,就是有意识地限制水分的供应,促使根向深处有水处生长。

植物的向重力性

植物在重力刺激下重新取向的过程可分感受、转导和顺应 3 个阶段。应用视频转换系统精确地测定了玉米根的向重力性反应，发现约 35% 的样品受重力后稳定地向下弯曲，速率为 1.4°/min，但其余 65% 的样品，在达到垂直指向前，有弯曲返回现象，重新弯曲时可在垂直指向周围来回摆动。

根冠是感受重力的部位。摘除根冠或移植根冠，根会失去或恢复顺应重力的特性。根冠细胞里有感受重力的细胞器如淀粉粒，常称平衡石。它们的沉积常与感受重力的变化呈正相关。用玻璃毛细电极测定重力取向变化时菜豆根伸长区细胞的电势，发现上下侧电势急剧地不对称变化，这意味着伸长区也感受重力刺激。

很早就有人提出重力刺激可产生某种延长细胞物质的不对称分布，1937 年 Thimann 概括为生长素的不均匀分布引起组织不对称的生长。生物测试法、色谱法都证实水平放置的根、茎的上侧生长素减少，下侧的生长素增加。因根对生长素的敏感性强，故生长素将抑制组织下侧的生长而导致根的正向重力性，茎与之相反，而导致负向重力性。后来又发现在垂直取向的根中，钙均匀分布 ;而水平取向的根中，钙向着下侧运动。并且，根冠中钙调素的浓度是伸长区的 4 倍。施加钙调素的抑制剂将会阻碍弯曲，因而钙泵－生长素泵学说认为，在这两个泵的作用下，钙和生长素在根冠下侧增多并聚积，从而引起处于不同位置的根内发生不同变化（图 6－20）。

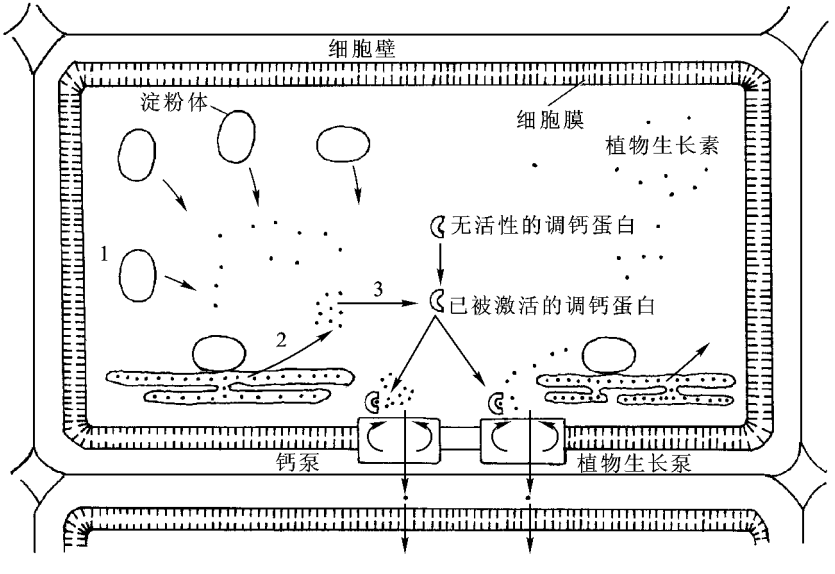


图 6－20　向重力性的机理（自 Evans）

根冠的淀粉体受到重力影响，向下运动压在内质网上，诱使内质网将钙释放出来，钙与钙调素结合，呈激活状态，激活钙泵和生长素泵。前者将钙运到细胞壁，后者将生长素运到细胞壁。

生长素大部分分布在根的下侧,钙也促进生长素返回伸长区下侧。这样,下侧生长素过多,抑制伸长区伸长,而上侧生长素较少,生长正常。上侧生长快,下侧生长慢,所以根就向重力方向弯曲生长。

近来,有人发现禾本科植物狗牙根匍匐茎受重力刺激后,乙烯水平的上升与重力弯曲呈正相关,并且可以促使 ACC 合成酶及乙烯形成酶系的形成,故认为乙烯也与向重力性有关。有人发现大豆的重力弯曲与一系列的 mRNA 的不对称分布有关,刺激 3 min 后还会产生 32×10^3 和 35×10^3 的多肽,故认为这是重力改变后生长素所控制的基因表达。还有人分析了生长素与受体结合后的反应,认为重力取向变化时,组织对生长素的敏感度的变化更为重要。

光刺激诱发的效应是稳定的,短时间的重力刺激不能抵消向光性,但长时间的重力刺激可以消除向光性。红光对向重力性反应变化敏感,且不能被远红光所逆转,故认为光敏色素也与向重力性反应有关。重力刺激撤销,根的弯曲可随之减小以至消失,它可能来自刺激前的记忆。

随着太空技术的发展,人们都渴望揭示向性运动的机理。进一步的工作是确认最初发生的事件及关系,完善并修正以上多种看法,以寻求它们之间的关系,并能用以指导生产。

参考文献

1. 刘存德. 植物的向重性及微重力对植物的影响. 植物生理补充教材. 内部资料,1996
2. 张崇浩. 植物的向性运动. 现代科技综述大辞典. 北京 北京出版社,1998
3. 刘承宪. 植物的向重力性. 植物生理与分子生物学. 北京 科学出版社,1992

(张崇浩 北京师范大学生命科学学院 教授)

2. 感性运动

感性运动(nastic movement)是由没有一定方向的外界刺激而引起的运动。其中,一部分属于生长运动,另一部分则是非生长运动。发生感性运动的器官,多半具有两面对称结构,如花瓣的上表面生长较迅速,花瓣就向下弯曲;而下表面生长迅速,花瓣就向上弯曲。由于夜晚的到来,光照和温度改变的刺激而引起的运动,为感夜运动。有些感夜运动是生长不均匀引起的。例如郁金香花在温度从 7 ℃上升到 17 ℃时,其花瓣基部内侧生长比外侧快,花就开放;相反变化时,花就关闭。又如蒲公英的花序、睡莲的花瓣在晴朗的天气下开放,在阴天或晚上时闭合;而烟草、紫茉莉则相反。花的感夜运动有利于在适宜的温度下开花或昆虫传粉,也是植物对环境条件的适应性。但也

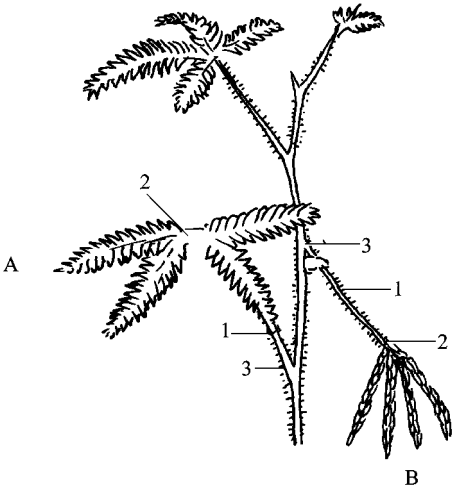


图 6-21 含羞草

A. 未受刺激的叶子 B. 受刺激后向下的叶子

1. 总叶柄 2. 小叶柄 3. 叶褥

有些感夜运动不是生长运动，而是细胞膨压改变而引起的运动。例如某些豆科植物（花生、大豆、合欢等）一到夜晚小叶就合拢，叶柄下垂，而到白天就又张开。这些运动又称感震运动（图 6－21）。

由于机械刺激而引起的植物运动称为感震运动（thigmonastic movement）。机械刺激包括震动、烧灼、电触、骤冷甚至是光暗变化等。最典型的感震运动是含羞草（*Mimosa pudica*）的叶片运动。震动引起小叶合拢，以致传递到邻近小叶，复叶叶柄也随即下垂。刺激的速度可达 15 mm/s。

含羞草叶片为什么会下垂？这是因为含羞草复叶叶枕上下部组织结构不同。上部细胞壁厚，细胞间隙小，下部细胞壁薄，细胞间隙大。因此，感受刺激后下部原生质透性加大，K^+ 外流，进入外质体，细胞的膨压下降，组织疲软，而上部组织细胞仍保持紧涨状态，故复叶叶柄即由叶枕处弯曲，产生下垂运动。小叶合拢机制与此类似，只是组织结构正好相反，故小叶合拢（图 6－22）。

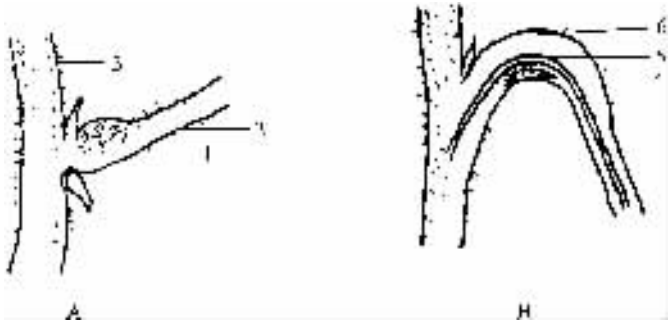


图 6－22　含羞草反应机理（自潘瑞炽等）

A. 具叶枕的叶柄基部　B. 通过叶枕的切面

1. 叶枕　2. 叶柄　3. 茎　4. 疲软的细胞　5. 维管束　6. 保持紧张状态的细胞

第三节　光和温度对植物生长的影响

从一株幼嫩的小苗，生长发育成为一株健壮的植株，是植物内部遗传信息逐步表达的过程。它们表现了一定的生长特点和规律。遗传信息的表达是在环境条件的影响下而实现的，因此我们还应了解环境条件包括水分、矿质、光照和温度等对植物生长的影响。

一、光

光对植物的生长的影响有间接作用和直接作用两种情况。间接作用是指光是进行光合作用的必要条件，这里包括光是光合作用能量的来源，还包括光是叶绿素形成的条件。光合作用所形成的产物是生长的物质基础，它影响着植物体积和质量的增加。这里特别需要指出，如果仅仅是单纯的生长，它并不需要光，只要有足

够的营养物质,植物就可以迅速生长。例如组织培养中愈伤组织的生长,完全可以在暗处迅速地生长。由于植物的光合作用需要一定强度的光照,并且植物必须在充分的光照下生长一定时间,才能合成足够的光合产物供植物生长所需,所以,植物的光合作用对光能的需求是一种所谓‘高能反应’。

光对植物的直接作用是指光对植物的形态建成作用。可分两种情况。

(一) 光对生长的抑制作用

光照可以直接抑制植物的生长,并且抑制作用在一定范围内随光强度的增加而增大。对生长起抑制作用的主要是蓝紫光,特别是紫外光。高山空气稀薄,短波光容易透过,紫外光尤其丰富,这也是高山植物比平原植物矮小的原因之一。农业生产上,在低温情况下,利用浅蓝色塑料薄膜覆盖育秧的效果比无色塑料薄膜的好,秧苗生长茁壮,分蘖早而多,鲜重、干重均高,就是因为浅蓝色的塑料薄膜既能吸收大量橙红光,使膜内温度升高,又能透过 400 ~ 500 nm 波长的蓝紫光,抑制秧苗生长,使植株矮壮。

光抑制植物生长的原因之一,与光对生长素的破坏有关。生长素含量的多少是与植物生长密切相关的,而光可以通过促使吲哚乙酸氧化酶的活性增高而使生长素光氧化,其光氧化产物(主要是 3-亚甲基氧代吲哚)没有促进细胞伸长的活性,因此光抑制植物生长。

(二) 光促进组织的分化

黑暗中生长的幼苗表现出典型的黄化现象(etiolation)。茎细长而柔弱,节间很长,机械组织不发达,茎端呈钩状弯曲 叶小不开展,缺乏叶绿素,全株呈黄白色;根系发育不良。具黄化现象的幼苗叫黄化幼苗。但在光照下,细胞、组织和器官发生了正常的分化,这就是光形态建成(图 6-23)。光形态建成的特征是,光促进根系发育,茎干直立和伸长,叶片和子叶展开,色素和光合作用有关的基因表达,前质体发育成叶绿体以及茎尖分生组织活化。

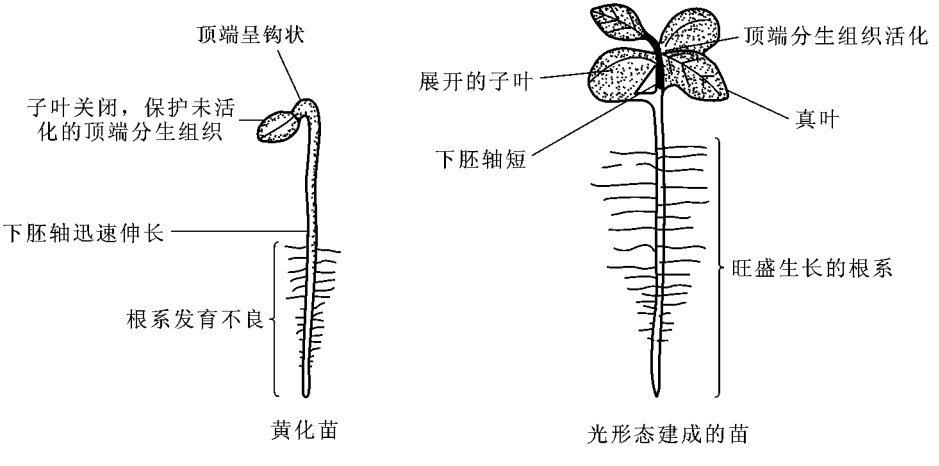


图 6-23 黄化苗和光形态建成苗的区别(自 Leyser 和 Day)

二、温度

植物只有在一定的温度范围内才能够生长。温度对生长的影响是综合的，它既可以通过影响光合、呼吸、蒸腾等代谢过程，也可以通过影响有机物的合成和运输等代谢过程来影响植物的生长，还可以通过影响水肥的吸收和输导来影响植物的生长。由于参与代谢活动的酶的活性在不同温度下有不同的表现，所以温度对植物生长的影响也具有最低、最适和最高温度三基点。植物只能在最低温度与最高温度范围内生长。虽然生长的最适温度，就是指生长最快的温度，但这并不是植物生长最健壮的温度。因为在最适温度下，植物体内的有机物消耗过多，植株反倒长得细长柔弱。因此，在生产实践上培育健壮植株，常常要求低于最适的温度，这个温度称协调的最适温度。

不同植物生长的温度三基点不同，这与植物的原产地气候条件有关。原产热带或亚热带的植物，温度三基点偏高，分别为 10 ℃，30 ~ 35 ℃，45 ℃；原产温带的植物，温度三基点偏低，分别为 5 ℃，25 ~ 30 ℃，35 ~ 40 ℃；原产寒带的植物生长的温度三基点更低，北极的或高山上的植物可在 0 ℃或 0 ℃以下的温度生长，最适温度一般很少超过 10 ℃。

同一植物的温度三基点还随器官和生育期而异。一般根生长的温度三基点比芽的低。例如苹果根系生长的最低温度为 10 ℃，最适温度为 13 ~ 26 ℃，最高温度为 28 ℃，而地上部分的均高于此温度。在棉花生长的不同生育期，最适温度也不相同，初生根和下胚轴伸长的最适温度在种子萌发时为 33 ℃，但几天后根下降为 27 ℃，而下胚轴伸长上升为 36 ℃。多数一年生植物，从生长初期经开花到结实这 3 个阶段中，生长最适温度是逐渐上升的，这种要求正好同从春到早秋的温度变化相适应。播种太晚会使幼苗过于旺长而衰弱，同样，如果夏季温度不够高，也会影响生长而延迟成熟。

人工气候室的试验资料证明，在白天温度较高，夜晚温度较低的周期变化中，

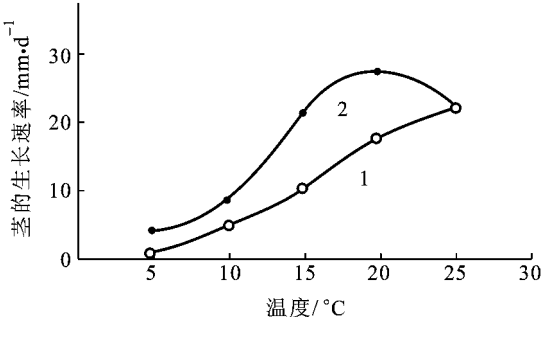


图 6－24　番茄植株的生长速率（自潘瑞炽等）

1. 整株植物在恒定的昼夜温度情况下

2. 整株植物在日温 26 ℃（16 h 光照）和不同的夜温（如横坐标所示）情况下

植物的营养生长最好。如番茄植株在日温为 26 ℃、夜温为 20 ℃的昼高夜低的温差下,比昼夜 25 ℃恒温条件下生长得更快(图 6-24)。在自然条件下,也具有日温较高和夜温较低的周期变化。植物对这种昼夜温度周期性变化的反应,称为生长的温周期现象。

日温较高夜温较低能促进植物营养生长的原因,主要是白天温度较高,在强光下有利于光合速率的提高,为生长提供了充分的物质;夜温降低,可减少呼吸作用对有机物的消耗。此外,较低的夜温有利于根的生长和细胞分裂素的合成,因而也提高了整株植物的生长速率。在温室或大棚栽培中,要注意改变昼夜温度,使植物健壮生长。

第四节 植物的生殖生长及其调控

花的形成是植物生活史上的一个重大转折点,它意味着植物从营养生长转变为生殖生长。虽然植物有一年生、二年生、多年生植物之分,但这种转变都只能发生在植物一生的某一时刻,也就是说植物必须达到一定年龄或生理状态时,才能在适宜的条件下诱导成花。植物体能够对形成花所需条件起反应而必须达到的某种生理状态称为花熟状态(ripeness to flower state)。在没有达到花熟状态之前,即使满足植物形成花所需的环境条件,也不能形成花。植物达到花熟状态之前的时期称为幼年期(juvenility),在此期间,任何处理都不能诱导开花。幼年期时间长短因植物种类而异。草本植物只需要几天或几个星期,而木本植物则需要几年甚至三四十年。“桃三杏四李五年,核果白果公孙见”就是这个道理。植物达到花熟状态,就能在适宜的环境条件下诱导成花。经过多年的研究,目前认为低温和适宜的光周期是诱导成花的主要环境条件。

一、低温和花的诱导

一些植物必须经过一定时间的低温处理,才能诱导开花,例如一年生植物冬小麦、冬黑麦,二年生植物芹菜、胡萝卜、白菜等。如果不经过一定时间的低温,它们就会一直保持无限的营养生长时态或很晚才能开花。这种经一定时间的低温处理才能诱导或促进开花的现象称春化作用(vernalization)。春化作用一般在营养体生长时期内进行,如甘蓝、胡萝卜等是在绿色苗期时进行。有些植物在种子萌动时进行,如萝卜、白菜等。也有些植物既可在绿色苗期进行,也可在种子萌动时进行,如冬小麦。

春化作用所要求的一定时间的低温,随植物的种类、品种有一定的差异。对大多数植物来说 1 ~ 7 ℃常是有效的温度范围,但发现 0 ℃以下到 -6 ℃对某些谷类作物也有效。而 7 ~ 13 ℃对某些原产热带地区的植物如油橄榄也有效。同是小麦,也随品种而不同。低温处理的持续时间,一般需 1 ~ 3 个月,但也有 2 周甚至几

天的。不过，春化处理的时间延长时，从播种到开花的时间会缩短，相反时则延长（表 6－2）。

表 6－2　小麦春化作用所需温度和时间

类　型	温度范围/℃	春化天数	实　例
冬　性	0～3	35～45	蚰包　徐州号
半冬性	5～8	20～30	泰山一号
春　性	10～12	5～15	扬麦一号

植物感受低温的部位通过试验证明是在茎端的生长点。试验是将芹菜种植在较高温的温室中，用细橡皮管缠绕在芹菜茎的顶端，橡皮管内不断通过 0 ℃左右冰冷的水流，即只使茎的生长点得到低温，而植株其他部位处在较高温度下，这样的植株在长日条件下就能开花。相反，如果整株植物置于低温下，而只是茎端生长点受到高温处理（橡皮管内不断通过较高温的水流），这样的植株即使在长日条件下也不能开花。春化作用除了需要一定天数的低温条件外，还需要水分、氧气、呼吸基质（糖）等综合条件。在春化过程完结之前，如将春化植物放在 25～40 ℃的高温下，低温效果就会减弱或消失，这种现象称为去春化作用（devernalization）。春化进行的时间愈短，愈易为高温所解除，高温处理的时间愈长，愈易解除春化作用。解除春化作用后的植物返回到低温下可重新春化，而一旦春化过程完结，即使以较高温处理也不会引起春化解除。植物通过春化作用后，可溶性 RNA 及核糖体 RNA 含量均有增加，与开花有关的基因 DNA 去甲基化，出现一些新的蛋白质分子，为花分生组织形成和花器官分化打下基础。

为什么植物在低温的诱导下具备开花的可能性？有什么特殊物质的产生与这些生理过程有关？人们发现某些植物（天仙子、甜菜、胡萝卜等）春化作用的效应可通过嫁接而传递给未春化的植株，使未春化的植株开花。虽然这种可以传递的物质至今仍没有被分离出来，但人们仍然认为春化作用也许形成了一种称为春化素（vernalin）的物质。此外，许多植物如小麦、油菜等，经春化处理后，其体内的赤霉素含量会明显增多。一些未经低温处理的植物如天仙子、白菜等，若施加一定浓度的赤霉素，也可使之开花，说明赤霉素有刺激开花的作用。但是，赤霉素并不是对所有的植物都有诱导成花的作用，赤霉素代替低温诱导莲座状植物（如芹菜）成花的反应也不同。赤霉素处理的是茎先伸长然后才分化花芽，但低温处理的是茎伸长与花芽分化同时进行。所以赤霉素只是和春化作用有关，但不是春化素。

我国学者孟繁静等人发现许多植物如冬小麦、春小麦、油菜等，凡是经春化作用处理的，其类玉米赤霉烯酮的含量都有所增加，并且达一高峰值时又会逐渐下降。高峰值又正是春化作用完成或接近完成的时期。而用类玉米赤霉烯酮处理的植物，其细胞结构和某些生理性状又与春化的相似，且能促进开花，所以认为类玉米赤霉烯酮与春化作用有关。

应用春化作用的理论，可有效地调节某些作物的播种期，可以根据人为的目的控制植物开花。在调种引种上也应根据栽培目的确定引种地区。

二、光周期和花的诱导

许多植物在经过适宜的低温处理后,还要经过适宜的日照处理,才能诱导成花。这一现象的发现可以追溯到 1920 年加纳尔(Garner)和阿拉尔特(Allard)的实验。当时他们试种了一种烟草新品种,这种烟草在田间栽培时不能开花结籽,但若在冬季来临前将植株从田间移到温室,或冬天在温室中成长的植株都可以开花结籽。因此,他们猜想这种烟草的开花可能和冬季有某种关系,并为此对多种气候因子进行了大量的试验。结果表明,温度、光量、湿度等对开花没有决定性的影响。影响植物开花的决定性因素是随季节变换而发生的昼夜相对长度的变化。植物对昼夜相对长度变化发生反应的现象称为光周期现象(photoperiodism)。现已知道光周期现象还与茎的伸长,块茎、块根的形成,芽的休眠和叶子的脱落等有关。

(一) 光周期反应的类型

从发现光周期与植物开花的关系以后,通过用人工延长或缩短光照的方法,广泛地检查了日(照)长(度)对植物开花的影响。结果表明不同种类植物的开花对日长有不同的反应。根据植物在光周期现象中对每天昼夜长度的要求不同,可把植物分成若干种类型,主要有长日照植物、短日照植物和日中性植物。虽然当时加纳尔人为地假定 12 h 为长日植物和短日植物能否开花的临界日长(critical day length),即指诱导短日植物开花所需的最长日照时数,或诱导长日植物开花所需的最短日照时数。但现在已经明确这种人为假定是错误的。长日照植物和短日照植物的区别不是在于它们对日长要求的绝对数值的长短,而是在于它们对日长要求有一最低或最高的极限日照。这就是说长日照植物要求有一个最低的极限日照,它们不能在比这极限日照更低的日照下开花;而短日照植物要求有一个最高的极限日照,它们不能在比这极限日照更长的日照下开花。并且这个时数不是 12 h。例如长日照植物菠菜的临界日长为 13 h,它至少要得到 13 h 的光照才能开花,短于 13 h 不能开花,长于 13 h 可以促进开花;相反,短日照植物北京大豆(中熟种)的临界日长为 15 h,它开花需要的日长不能超过 15 h,长于 15 h 不能开花,短于 15 h 可以促进开花。它们对一定日长的要求是绝对地严格(表 6-3)。

表 6-3 几种长日植物、短日植物的临界日长

植物名称	周期中的临界日长/h
长日植物:菠菜	13
二色金光菊	10
白芥	约 14
小麦	12 以上
短日植物:一品红	12.5
苍耳	12.5
菊花	15
水稻	12 ~ 15

因此，长日照植物（long day plant，简称 LDP）是指一天中，日长等于或长于临界日长条件下开花或促进开花的植物。短日照植物（short day plant，简称 SDP）是指日长等于或短于临界日长条件下开花或促进开花的植物。此外，还有一类植物对日长要求范围很广，在任何日长下均能顺利开花，这类植物称日中性植物（day neutral plant，简称 DNP）。如番茄、黄瓜、茄子、菜豆以及其他一些一年四季都能开花的植物。

植物开花对光周期的要求，是其祖先长期对环境适应而形成的一种特性。由于地球公转，地球上各纬度（除赤道外）的昼夜长度在一年内呈有规律的变化。以北半球不同纬度地区昼夜长短的季节变化（图 6－25）为例，可以看出日照在夏至最长，在冬至最短，在春分和秋分各为 12 h。在低纬度地区（我国南方）没有长日条件，在高纬度地区（我国东北地区）有长日条件，但短日时气温已低，在中纬度地区（我国北方），既有长日条件，又有短日条件，并且在夏季和秋季都有合适的温度。因此，在低纬度地区只有短日照植物，高纬度地区只有长日照植物，而中纬度地区长日照植物和短日照植物都有。

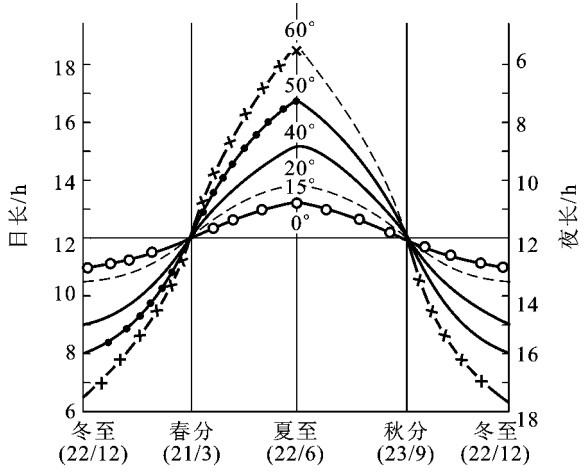


图 6－25　北半球不同纬度地区昼夜长短的季节变化（自潘瑞炽等）

（二）光周期诱导

植物在适宜的光周期处理下，就可以诱导开花，并且可以长期保持着这种诱导效果。光周期处理产生的诱导开花效应称为光周期诱导（photoperiodic induction）。不同植物需要适宜光周期诱导的周期数（即光周期处理的天数）是不相同的。例如短日植物苍耳的临界日长为 15.5 h，只需要一个光诱导周期，即一个循环的 15 h 照光及 9 h 的黑暗就可以开花。其他植物如大麻 4 个，胡萝卜 15～20 个，菊花 12 个等。这是最低诱导周期天数，少于这个天数就不能诱导开花。多于这个天数，花诱导的效果更好，花形成提前，花的数目增多。图 6－26 示光周期诱导次数与苍耳开花质量与数量的关系。各种植物光周期诱导的天数也随植物的年龄和环境条

件，特别是温度、光强及日照长度而有所改变。

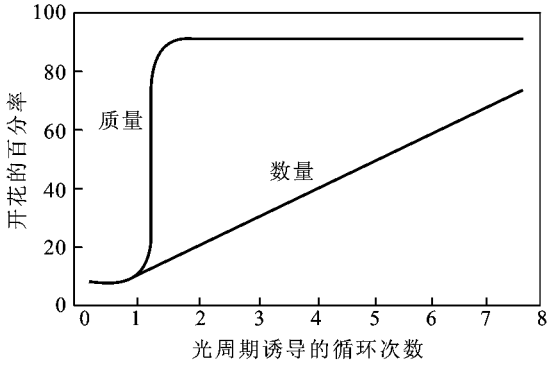


图 6－26 光周期诱导的次数对苍耳开花质量与数量影响（自 Taiz 和 Zeiger）

叶片是感受光周期刺激的部位。这可用对短日照植物菊花的 4 种处理来证明，结果是只要叶片处于短日条件下，不管茎顶端是在短日下还是长日下，都可以开花（图 6－27）。叶片获得的光周期刺激信号传导到茎尖分生组织，也可以通过嫁接传导给未经历光周期诱导的植株，引起开花。

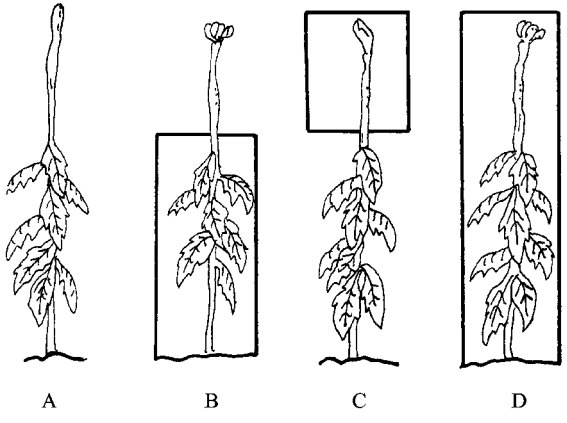


图 6－27 给短日照植物菊花叶子和茎顶端以不同的光周期处理对开花反应的影响（自潘瑞炽等）

A. 全株处在长日条件下，不开花 B. 叶子处在短日条件下（即每天用黑罩套把叶子罩一段时间，造成短日条件），茎顶端在长日条件下，开花 C. 叶在长日条件下，茎顶端在短日下，不开花 D. 全株处在短日条件下，开花

叶片对光周期的敏感性，与叶片本身的发育程度有关。幼叶和衰老的叶片敏感性差，叶片长到最大时，其敏感性也最高。不同植物开始对光周期表现敏感的年龄也不同，大豆是在子叶伸展时期，水稻是在七叶期前后，红麻在六叶期。以后随

年龄的增加，所需诱导的时间也越短。

（三）光暗交替的重要性

为了研究光周期现象中光期和暗期的作用，人们又做了多种试验。人们发现如果在光期中用短时间的黑暗打断光期，并不影响光周期诱导，但如果在暗期中间用短时间的光照打断暗期，则会使短日照植物继续营养生长（开花受到阻碍），而促进了长日照植物开花（图 6－28）。这说明不管光期的长短，短日照植物只有在超过一定的暗期临界长度时开花，而长日照植物是在短于一定的暗期临界长度时开花。即暗期比光期更为重要。

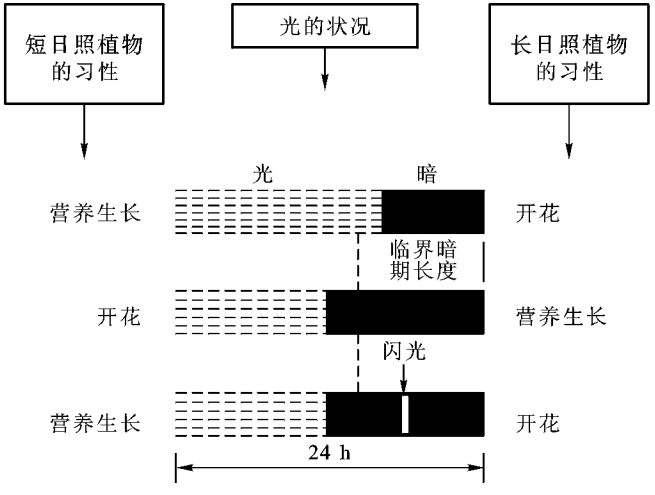
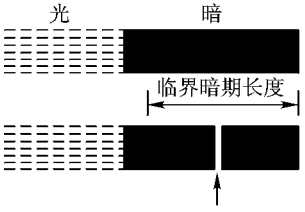


图 6－28　暗期的闪光间断对短日照植物和长日照植物开花的作用（自周燮等）

在自然条件下，由于一天 24 h 的光暗循环，光期长度和暗期长度是互补的。因此，有临界日长，必然有对应的临界夜长。用人为地改变暗期长度的方法也可观察到临界夜长的存在。临界夜长是指光周期中长日照植物能开花的最大暗期长度或短日照植物能开花的最小暗期长度。因此短日照植物又称长夜植物，其暗期长度长于临界夜长时开花；而长日照植物又称短夜植物，其暗期长度短于临界夜长时开花。应该说明的是光期对短日照植物也是有作用的，光期可供应光合作用的能量来源，增强光合作用，增加花的数量。

（四）红光、远红光的可逆现象

为了研究光质在光周期诱导中的作用，人们用不同波长的光进行暗期间断试验（图 6－29）。结果发现无论怎样抑制短日照植物开花，都是红光最有效。如果在红光照射以后，再用远红光照射，就不能发生暗期间断的效果。也就是说红光的作用可以被远红光所抵消。这个反应可以反复逆转多次，而开花与否决定于最后照射的是红光还是远红光。可以看出：对短日照植物来说，红光不能使植物开花，而远红光能使植物开花；对长日照植物来说，红光能使植物开花，而远红光不能使植物开花。红光与远红光的这种对开花的可逆现象与体内存在的光敏色素有关。



	开花反应	
	短日照植物	长日照植物
	开花	营养生长
闪光R	营养生长	开花
R-FR	开花	营养生长
R-FR-R	营养生长	开花
R-FR-R-FR	开花	营养生长
R-FR-R-FR-R	营养生长	开花
R-FR-R-FR-R-FR	开花	营养生长

图 6-29 红光和远红光对短日照植物和长日照植物开花反应的可逆控制(自潘瑞炽等)

三、光受体

从以上章节讨论可知,光对植物的影响主要有两方面,一是作为绿色植物光合作用必需的能源,二作为生长发育信号调节植物整个生长发育,更好地适应外界环境。前者需要的能量高,后者需要的能量低,因此,植物光合作用和生长发育对光吸收的物质是不同的。用不同波长的光照射植物的实验表明,植物生长发育对光谱某些区域的光高度敏感,例如,UV-B 射线(280 ~ 320 nm)、UV-A 射线(320 ~ 380 nm)、蓝光(380 ~ 500 nm)、红光(620 ~ 700 nm)和远红光(700 ~ 800 nm)。植物在进化过程中,完善地发展了对光感受的受体系统,不同的受体感受光的波长不一样。根据研究,植物的光受体可以分为 4 类,即光敏色素(phytochromes),主要感受红光和远红光;隐花色素(cryptochromes)和 NPH1(nonphototropichypocot-yl1),感受 UV-A 和蓝光;以及尚未确定的 UV-B 受体。

(一) 光敏色素

光敏色素是一种易溶于水的色素蛋白质,相对分子质量为 2.5×10^5。光敏色素是由 2 个亚基组成的同源二聚体,每个亚基分别由生色团和脱辅基蛋白质组成。其生色团的化学结构,为排成直链的 4 个吡咯环构成,与胆色素的胆绿素结构相似,相对分子质量为 612,以共价键与蛋白质部分相连(图 6-30)。光敏色素主要以两种形式存在。一种是红光吸收型(Pr),吸收高峰在 660 nm;另一种是远红光吸收型(Pfr),吸收高峰在 730 nm(图 6-31)。白天光照下,Pr 型吸收红光后转变为 Pfr;黑暗条件下,Pfr 可逆转为 Pr,浓度降低。或者在红光照射下,Pr 转变为 Pfr;在远红光照射下,Pfr 可很快转变为 Pr,这是由于生色团吸收光后,吡咯环 D 的 C15 和 C16 之间的双键旋转,进行顺反异构化,从而引起 4 个吡咯环构象的变化,并带动脱辅基蛋白质的构象变化(图 6-30)。Pr 比较稳定,而 Pfr 不稳定,部分 Pfr 被蛋白酶降解。Pfr 一旦形成,便与某些物质(X)反应,生成 Pfr·X 复合物,经过一系列

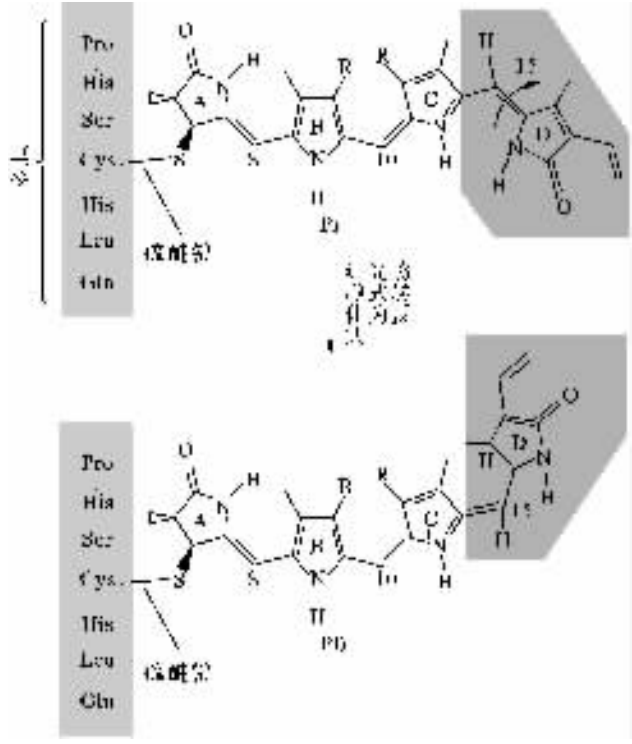


图 6－30　光敏色素生色团的结构及其与脱辅基蛋白肽链的连接

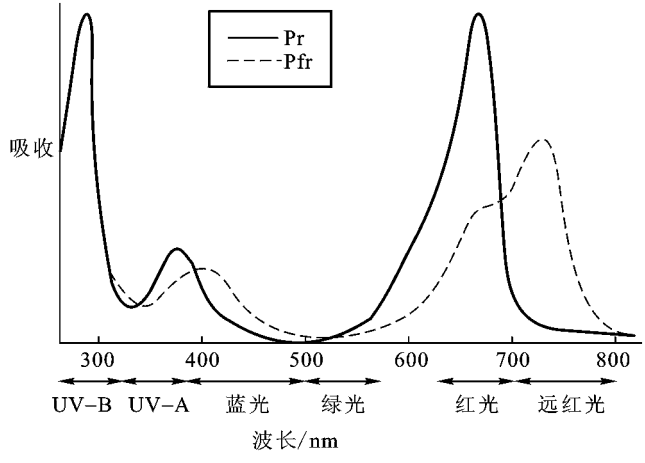


图 6－31　光敏色素的吸收光谱

信号传导和放大，产生生理效应（图 6－32）。

光敏色素几乎存在于高等植物的所有部分，根、茎、叶、花、果实和种子中都存在。但分生组织中含量较高。并且黄化幼苗中的含量要比绿色组织中的含量高一个数量级，为 $10^{-7} \sim 10^{-6}$ mol·L^{-1}。在细胞中，它主要分布在膜系统（质膜、核膜、叶

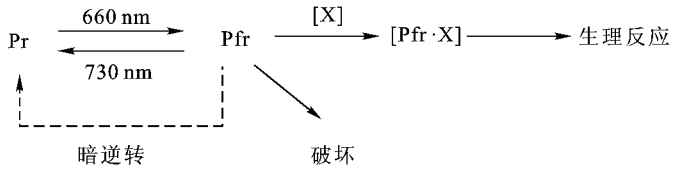


图 6-32 光敏色素的转化和引起生理反应的可能途径

绿体膜等)上。

编码光敏色素蛋白的基因属于多基因家族。拟南芥有 5 个光敏色素基因,即 *PHYA*、*PHYB*、*PHYC*、*PHYD* 和 *PHYE*。根据它们对光的稳定性,分为两类。*PHYA* 是光不稳定的光敏色素,在黑暗条件下大量转录,并以 PrA 的形式大量积累。光照条件下,PrA 转录被抑制,所以 PrA 转化成 PrfA 后,由于 PrfA 迅速降解,致使光敏色素 A 水平降低约 100 倍。光敏色素 B ~ E 是光稳定类型,在光照和黑暗条件下,这些基因的转录水平及其蛋白质产物水平均相同,它们的 Pr 和 Prf 形式也是稳定的。

对突变体研究表明,*PHYA* 与隐花色素 CRY2 调节拟南芥对光周期的反应,因拟南芥突变体对光周期的反应减弱,在长日照下延迟开花。*PHYB* 主要调节长日和短日植物开花的抑制,因其突变体开花提前。

(二) 光敏色素的作用

Pr 与 Pfr 的相互逆转影响着植物的开花、种子的萌发、块茎和块根的形成,影响着膜的性质和功能、叶绿体的发育和运动,并且参与了糖、蛋白质和核酸等的代谢。有人甚至说,在植物个体发育过程中无时无刻不存在着光敏色素的作用。现以诱导开花为例讨论其作用。光敏色素诱导成花与 Pr 型和 Pfr 型的互相转化有关。一般认为 Pfr/Pr 比值低有利于短日照植物开花刺激物质的形成,Pfr/Pr 比值高有利于长日照植物开花刺激物质的形成。因此在光期结束时,由于 Pfr 占优势,Pfr/Pr 比值高,故有利于长日照植物开花。当转入黑暗时,由于 Pfr 暗逆转为 Pr 或 Pfr 破坏,Pfr/Pr 比值会逐渐减少。特别是在暗期过长时,Pfr/Pr 的比值更会明显下降。这样就有利于短日照植物开花。这里,Pfr/Pr 比值降到某一临界值所需的时间,实际上就是临界夜长。

(三) 蓝光受体

传统将蓝光受体称为隐花色素。与光敏色素类似,隐花色素和 NPH1 也由生色团(chromophores)和蛋白质组成。现已发现拟南芥有两种蓝光/UV-A 的光受体,是分别由 *CRY1* 和 *CRY2* 基因编码的黄素蛋白的脱辅基蛋白。隐花色素是可溶性蛋白质,存在于植物的所有器官。每种蛋白含有两个生色团,可能是黄素(flavin)和蝶呤(pterin)。拟南芥的 *NPH1* 基因编码质膜有关的蛋白激酶,可能有两个黄素生色团。这个蓝光/UV-A 光受体可能作为向光性的受体,所以有时又将它称为向光性蛋白(phototropin)。

第五节　植物的成熟、衰老及其调控

花的出现标志着植物体已从幼年期进入成熟期。在这一时期里，随着雌雄生殖器官的发育成熟，开始传粉、受精和形成果实种子，并继而衰老死亡，从而完成植物的个体发育。

“植物的繁殖”一章中已介绍了雌雄性生殖器官的结构和功能、受精作用和种子、果实的形成等。这里再介绍种子和果实成熟时的生理生化变化。它们不仅关系到下一代的生长发育即植物的系统发育，而且直接决定作物和果树等的产量和质量。

一、种子的成熟及调控

种子的成熟过程，实质上就是胚从小长大，以及营养物质在种子中变化和积累的过程。在种子成熟期间，植物营养器官中的营养物质以可溶性的低分子化合物（如葡萄糖、蔗糖、氨基酸）的状态运往种子，在种子中进而转变为高分子化合物（如淀粉、蛋白质、脂肪等）。不同的植物，其合成的过程有所不同。淀粉类种子如小麦、水稻等主要是合成淀粉；蛋白质类种子如豌豆、大豆等，主要是合成蛋白质；脂肪类种子如芝麻、向日葵等，主要是合成脂肪。不过脂肪是由糖类转化而来的（图6-33）。这些有机物的合成过程中，需要有大量的能量提供，而能量是由

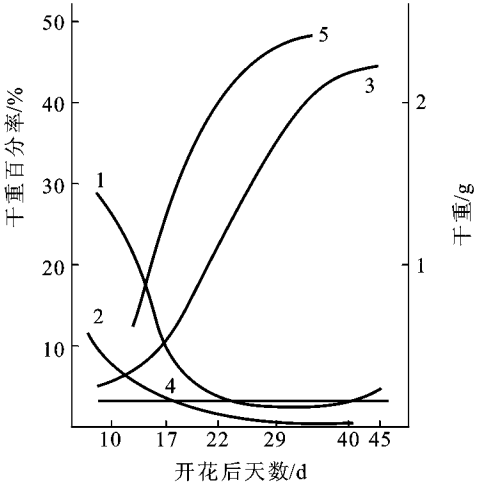


图6-33　油菜种子在成熟过程中各种有机物变化情况（自潘瑞炽等）

1. 可溶性糖　2. 淀粉　3. 千粒重　4. 含氮物质　5. 粗脂肪

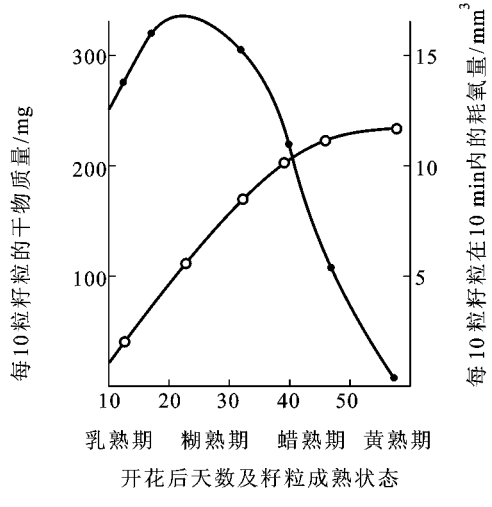


图6-34　水稻种子在成熟过程中干物质及呼吸速率的变化（自潘瑞炽等）

（○干物质重　●呼吸速率）

呼吸作用提供的。因此,伴随着有机物的合成,呼吸作用也极其旺盛。只有当种子接近成熟时,呼吸作用才明显急剧下降(图 6-34)。种子含水量的变化与有机物的积累相反,随着种子的成熟,其含水量逐渐降低。当降低到一定程度以后,原生质也由溶胶状态转变为凝胶状态,种子的生命活动亦由代谢活跃转入休眠状态。

种子成熟过程中的这些变化受着多种植物激素的调控。例如小麦种子受精后到收获前一周,籽粒内赤霉素和生长素含量的增加正好与有机物向籽粒的运输、转化和积累有关;而籽粒成熟时,ABA 的增加又正好与抑制胚的生长,促进籽粒休眠有关。

各种外界条件都会影响种子的成熟过程和种子的化学成分。在成熟期间,天气晴朗、空气湿度较低、土壤水分保证供应的条件下,有利于种子中营养物质的积累,也有利于成熟后期的种子脱水。如遇到阴雨连绵的天气,由于光照弱,温度低,使光合作用和有机物的运输速率都下降,再加上湿度大,蒸腾作用弱,种子内的水分不易向外散失,因此成熟期延迟。相反,如遇到干旱少雨的天气,则会由于温度高、水分少,使光合作用和有机物的运输受到抑制,再加上体内水分的极度亏缺,因此成熟期会提前。干旱时,由于可溶性糖来不及转换成淀粉,而对蛋白质的合成过程影响较少,因此北方小麦蛋白质含量要比南方小麦相对要高。适当的低温,有利于油脂的合成而降低蛋白质的含量,因此海拔较高或纬度较高地区生产的油料种子能产生较好的干性油(涂在木器上易形成有韧性的固态薄膜)。东北的大豆也因此而含油量较高(表 6-4)。

表 6-4 不同地区小麦蛋白质含量及大豆含油率的变化

作物	化学成分(干重/%)	杭州	南京	济南	北京	公主岭	克山
小麦	蛋白质含量	11.7		12.9	16.1		19.0
大豆	含油率		16.4	19.0		19.6	

二、果实的成熟及调控

被子植物受精后子房生长发育成为果实。有人把这段果实生长发育的过程就称为成熟(maturation),但这常常只称为生长过程。果实生长和营养器官的生长一样,具有生长大周期。有些果实如苹果、番茄、草莓等的生长呈 S 型生长曲线;也有些果实如桃、杏、樱桃等的生长呈双 S 生长曲线。在果实进行生长的同时,从营养体运来的可溶性糖及氨基酸等不断地运往果实组织,一部分将作为呼吸的原料而被消耗掉,一部分将转化成淀粉、果胶、脂肪等而贮存在果实内。当果实体积长到应有大小的时候,生长就会停止,这些营养物质的累积也基本告一阶段。

对于肉质果实而言,生长停止时的果实生硬酸涩,没有甜味也没有香味,处于不可食的状态。只有经过一段时间的变化以后,果实方可转化为可食状态。由于这一转化过程与人们的生活密切相关。所以特别把充分成长的果实从不可食的状

态转变成可食状态的过程称为后熟(ripening)。

肉质果实成熟时所发生的生理变化主要集中在物质的转化上。淀粉在淀粉酶的作用下转化成可溶性糖(桃中多转化为蔗糖,葡萄中多转化为葡萄糖和果糖);有机酸(苹果酸、柠檬酸、酒石酸等)将转变为糖或作为呼吸作用的底物而被消耗掉;果胶将在果胶酶的作用下分解为果胶酸和半乳糖醛酸等;一些单宁物质也分解或凝结成不溶性的物质。

伴随着这些物质的变化,果实也会变软变甜。由于脂质物质的转化,还会产生一些特殊的香味,香蕉的香味主要是乙酸戊酯,橘子的香味主要是柠檬醛所产生的。除此以外,绿色的果实还将转变为黄色、红色和橙色。

果实成熟过程中的这些物质的转化,与光照及温度等都有密切的关系。在阳光充足、气温较高及昼夜温差较大的条件下,果实中糖分多而含酸量少。新疆吐鲁番的哈密瓜和葡萄甜就是这个道理。但在夏凉多雨的条件下,果实中糖分相对就会减少,而含酸量会增加。

在这些物质变化的同时,果实的呼吸强度常常有些特殊的变化。人们发现有些果实在成熟的初期,呼吸强度下降。但下降一段时间以后,呼吸强度又突然会有明显的升高。而后再次下降,果实进入完全成熟,最后衰老死亡。呼吸强度突然地明显升高称为呼吸跃变。香蕉、梨、苹果等果实都是具有呼吸跃变的果实。处于高峰时的呼吸强度为跃变前的 3 ~ 5 倍,个别的可高达 10 倍。但也有些果实,在成熟的过程中没有呼吸强度明显上升的现象,即没有呼吸跃变。柑橘、柠檬、葡萄、草莓等都是没有呼吸跃变的果实,在其成熟期间,果实的呼吸强度一直逐渐下降(图 6-35)。有呼吸跃变的果实都是含有复杂的贮藏物如淀粉等,在其成熟时,贮藏物质发生了强烈的水解作用,故其呼吸强度突然上升。而没有呼吸跃变的果实成熟时,呼吸作用是利用原有的可溶性物质,不发生贮藏物质的水解作用,故其呼吸强度随着可溶性物质的消耗而逐渐下降。

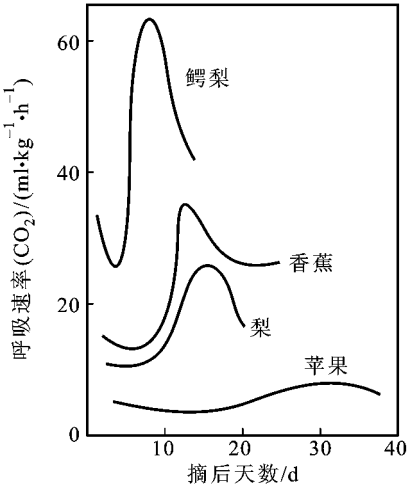


图 6-35　几种果实成熟过程中的呼吸跃变(自潘瑞炽等)

研究指出,跃变型果实在呼吸跃变出现前或出现时,果实内乙烯的含量有明显上升。由于乙烯可增加果皮细胞的透性,加强内部氧化过程,促进果实的呼吸作用,故认为乙烯是果实成熟激素。还有人指出,在跃变型果实成熟过程中,先发生 ABA 的积累,并由 ABA 诱发了乙烯的自动催化生成作用,进而促进了成熟与衰老。在非跃变型果实中,ABA 则可促进果实的成熟。

许多肉质果实呼吸高峰的出现,标志着果实成熟达到最宜食用状态,同时也标

志着果实已开始衰老,不耐贮藏。在实践上可调节呼吸跃变的出现,以延迟或提前果实的成熟。例如采用低温、降低氧浓度、提高二氧化碳浓度可推迟成熟。而温水浸泡可使柿子脱涩,熏烟可使香蕉提前成熟。采用喷施乙烯的方法,更可以促进许多果实的成熟。

三、植物的衰老及调控

植物的衰老是指一个器官或整个植株的生命功能衰退,并最终导致死亡的过程。衰老是死亡的前奏,它总是先于一个器官或整株的死亡,所以衰老应该看作是导致死亡的最后发育阶段。衰老是不可避免的,但认识衰老的原因,设法推迟衰老的进程则是可能的。

植物的衰老可发生在整株水平上,如一年生或二年生植物在开花结实以后,全株留下果实或种子后,整个植株便衰老死亡;也可发生在器官水平上,如多年生木本植物的茎和根能生活多年,但叶、花、果每年同时或逐渐衰老脱落;甚至也可发生在细胞水平,某些细胞在细胞分化时衰老死亡,例如导管分子、厚壁细胞。

不论哪种水平的自然衰老,就其生态适应和内部生理功能而言都具有积极的生物学意义。一年生植物以其休眠的种子度过严冬使植物的系统发育得以延续的意义不言自明。温带落叶树冬前叶片的脱落,则可最大限度地减少蒸腾面积,并可有效地保证营养物质的转移。而导管分子的死亡,可形成输导水分的空细胞,有利于水分的运输。所以植物的衰老对于植物的生存和延续都具有意义。

产生衰老的原因,目前还不很清楚。很早就观察到植物的衰老与有性生殖有关。例如一些一次结实的植物如果不开花结实,可较长期生活着,一旦开花结实就死亡。龙舌兰是突出例子,不开花可活 100 年以上,故称世纪植物。但一旦开花结实植株就衰老死亡。因此有人认为植物的衰老是由于有性生殖耗尽了植株营养引起的,并称之为营养亏缺理论。但这个理论并不能说明一些问题,例如供给已开花结实植株充分营养,也无法使植株免于衰老死亡。一些多次结实的植物,其整株的衰老死亡,一般也与有性生殖没有关系。

还有一些人提出了激素调控理论。认为细胞分裂素和赤霉素等可以延缓叶片衰老,而脱落酸和乙烯等则是促进叶片衰老。在植株营养生长时,根系合成的细胞分裂素运往叶片,推迟了植株衰老;而当开花结实时,则是根系合成的细胞分裂素减少,叶片得不到足够的细胞分裂素,并且花和果实中产生的脱落酸和乙烯运往了叶片,因而促进了叶片衰老。用激动素和赤霉素处理叶片,亦可延缓叶片衰老;而用脱落酸处理叶片,则是促进叶片衰老。

第六节 植物生长发育中基因的表达与调控

自 20 世纪 40 年代以来,随着生物化学与生物物理学的兴起,植物生命活动的

研究逐渐深入到了分子水平，并取得了令人瞩目的重大成就。到目前为止，这些成就主要有：① 40 年代确定了遗传信息的携带者，即基因的分子载体是 DNA 而不是蛋白质，从而明确了遗传的物质基础；② 50 年代揭示了 DNA 分子的双螺旋结构模型和半保留复制机理，从而解决了遗传物质的自我复制和传递；③ 60 年代前后，相继提出的“中心法则”和操纵子学说，并成功地破译了遗传密码，从而阐明了遗传信息的流向和表达。基于这些认识，可以认为：在植物细胞染色体上排列着为数众多，结构与功能各异的基因。有的研究者依其功能的差异，可将基因分成结构基因（参加细胞酶的催化反应或结构功能所需要的蛋白质的编码基因）、调节基因（其产物参与调节别的基因活性的基因）和操纵基因（使结构基因转录活性得以抑制的特定 DNA 片段）。生活着的植物，正是这些基因通过一系列复杂的转录与转译反应，表现出和谐的生命功能，产生出自己编码的 RNA 与蛋白质。它们不仅为植物提供了重要的生命物质，同时，也正是这些产物决定着植物固有的形态与生理特性，并能在不同的环境条件下表现出不同的特点。

通过果实成熟的基因表达调控，也许可以大概了解高等植物生长发育过程中基因的表达和调控。植物生理学家的研究认为：果实的成熟是一个复杂的发育过程，乙烯是诱导果实成熟的激素。乙烯合成的直接前体是 1－氨基环丙烷基－1－羧酸（ACC），在 ACC 合成酶的催化下生成 ACC，在乙烯形成酶的催化下由 ACC 转化成乙烯。分子生物学的研究表明，当乙烯合成的限速酶 ACC 合成酶的反义基因导入到番茄植株中，反义基因就几乎完全控制了 ACC 合成酶的转录。这时，乙烯合成的 99.5% 被抑制，乙烯的释放水平低于 0.1 nl/（g·h），果实也就不能正常成熟。这种反义 ACC 合成酶转基因果实，在大气中或植株上可保存 90～120 d，并且很难变红、变软。果实的成熟明显推迟。用反义 RNA 技术获得的乙烯形成酶反义基因番茄果实中，人们亦发现乙烯的合成被抑制达 97%，果色变淡，且更耐贮藏。这种以基因工程的方法将 ACC 合成酶和乙烯形成酶的反义基因导入正常植株，以获得乙烯合成缺陷型植株的方法，目前已迅速推广到芒果、桃、苹果、梨、草莓、香蕉和橘子等水果中。这种技术目前正在进一步地改进和完善。例如将反义基因接在可调控的启动子之后再转入植物，就可以通过改变植物的内外部条件控制反义基因的开和关。当想使果实推迟成熟时，就启动反义基因的表达，阻止乙烯产生；当需要果实成熟时，就改变某种条件，关闭反义基因，于是乙烯合成，果实发育成熟。

可以看出：基因只在特定的组织中表达，只在特定的发育阶段表达。它们不仅受植物体内在的生命节奏控制，也受环境条件的影响。因此植物的生长发育是植物体在多种代谢和生理过程基础上所发生的基因在时间和空间上表达的综合现象。

特别值得提出的是研究植物发育基因调控的著名模式植物拟南芥，通过对它的分子遗传学的研究已经揭示出了植物生命过程中基因调控的机制（详见本章窗口）。

模式植物拟南芥

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*(L.)Heynh.)是一种典型的十字花科(Cruciferae)拟南芥属(*Arabidopsis* Heynh.)植物。野生状态下为二年生草本。该植物茎直立。基生叶呈莲座状,有叶柄,叶片表面具叉状毛。花白色。角果线形。拟南芥植株很小,成熟个体一般株高约 15 cm。现在已经成为进行分子遗传学研究的模式材料。在实验中,很小的空间可以培养大量的植株,甚至在培养器皿中也可以完成生命周期。拟南芥一般要求 22 ℃条件下生长。光周期一般要求 16 h 光照,8 h 黑暗。现在室内培养是将种子直播于营养土、蛭石、素沙按体积比 1∶1∶1 均匀混合的培养介质中,覆膜 5 d。在 22 ℃、人工光照(白色荧光灯,16 h 光照,8 h 黑暗,光照强度为 63 $\mu E \cdot s^{-1} \cdot m^{-2}$)和空气相对湿度为 65% 的培养间中培养。这种培养方法培养的拟南芥成活率高,生长健壮,生长发育进程快且整齐。因此改进后的方法是培养实验用拟南芥的简便易行且效果好的方法。

拟南芥是典型的自交繁殖植物。因此经过人工诱变或者转基因获得的子代群体中较容易获得变异株或转基因植株的纯合子。而且根据遗传分析的需要,人工杂交也容易完成。另外,拟南芥种子产量较高,一般单株可产生种子上万粒,很容易扩增变异株或转基因株系的种子库。

拟南芥的生长期比较短。种子约需 2 ~ 3 d 萌发,一个月就可以开花结果。在遗传分析上可以大为缩短时间,其作为研究对象可以大大节约时间成本。

此外,拟南芥的形态发生和个体发育的过程也已经有较为详尽的描述,从而为寻找和确定形态变异的植株,进而分析相关基因的功能打下了基础。

遗传学上拟南芥较容易经人工诱导产生遗传变异。至今,通过物理的(如射线)、化学的(如 EMS 诱变)及生物(如农杆菌介导的 T-DNA 插入)等手段进行人工诱变处理,已经获得了大量发生在不同基因位点的遗传变异的突变体。相关基因可以通过图位克隆等方法分离。

拟南芥还具有独特的分子生物学特性。在目前已经了解的高等植物基因组中,拟南芥的核基因组最小,其单倍体基因组由 5 条染色体组成,其染色体数量仅是玉米基因组的 1/20。由于拟南芥基因组小,使得基因文库的构建、筛选等过程变得简便、快速,同时可以大量节约成本。而且由于基因组小,基因组中含有的高度重复的序列、中度重复的序列以及低度重复序列的比例也较低。这为获得表型差异较为明显的突变体提供了便利。这有利于利用拟南芥作为遗传转化的受体,进而获得相关基因功能方面的信息。由于拟南芥具有上述许多特性,使它必然地成为了植物生物学家眼中的‘果蝇”。在此基础上,结合突变体技术,一些控制着植物生长发育及环境应答的基因被克隆鉴定,为植物分子生物学的研究提供了新的视野。迄今为止,已经有大量的在植物的生长发育及对外界环境应答的基因从拟南芥中克隆出来。其中,调控花发育的 ABC 模型中的许多基因如 *AP*、*CAL*、*AG*、*PI* 等 MADS box 类基因,以及参与营养分生组织和花分生组织决定的基因 *LFY*、*EMF* 等。在拟南芥中参与光周期调控的基因 *CCA1*、*LHY*、*TOC1* 等也被克隆分离出来。其他如参与逆境胁迫的一些基因也利用拟南芥突变体获得了重要进展,如 *PKS* 基因家族、*SOS* 基因家族等。

拟南芥被广泛用于植物遗传学研究具有重大意义,对农业科学、进化生物学和分子药物学等领域的发展都有重要影响。鉴于此,科学家们早在 20 世纪 90 年代,就开展了拟南芥的基因

组测序工作。拟南芥的全基因组测序已经于 2000 年 12 月完成，拟南芥是首个被测序的模式植物，也是已经揭示所有基因的第一个高等植物。拟南芥全基因组包含约 1.3 亿个碱基对，2.5 万个基因，其中约有 5% 的基因为转录因子相关基因。拟南芥基因组的碱基序列图精确度极高，每 2 万个碱基中只有一个错误，而且几乎没有碱基间空缺，是迄今所有基因组图谱中最好的一个。拟南芥基因组测序的完成使人们更容易地利用生物信息学和分子生物学技术去克隆基因，有可能利用基因芯片等高通量大规模分析技术进行植物功能基因组的研究。也推动了植物蛋白质组学研究，无疑利用多学科先进技术对拟南芥基因组的结构和功能研究会推动人们对其他高等植物生命过程的理解。利用拟南芥作为分子遗传学材料研究植物生命过程基因控制机制，对于人们全面理解整个植物生命现象具有重要的意义。

参考文献

1. Weigel D，Alvarez J，Smyth D R，Yanofsky M F，Meyerowitz E M. *LEAFY* controls floral meristem identity in Arabidopsis. Cell，1992，29 59(5)：843 ~ 859

2. Yang Changhsien，Chen Lingjing，Sung Z Renee. Genetic regulation of shoot development in arabidopsis：role of the *EMF* genes. Development Biology，1995，169：421 ~ 435

3. Rounsley S D，Ditta G S，Yanofsky M F. Diverse roles for MADS box genes in Arabidopsis development. Plant Cell，1995，7(8)：1 259 ~ 1 269

4. 李俊华，张艳春，徐云远，种康，王辉. 拟南芥室内培养技术. 植物学通报，2004

5. 许智宏，刘春明. 植物发育的分子机理. 北京：科学出版社，1998. 225 ~ 227

（种康　中国科学院植物研究所　研究员）

思考与探索

1. 植物激素的主要生理功能各有哪些？
2. 哪些生长现象存在植物激素的相互作用？
3. 植物生长有哪些特点？
4. 怎样调节植物生长的相关性？
5. 查阅文献资料，了解现在用激素、光、温度和基因在调控植物生长发育中实际应用的情况，并在理论机制上进行初步分析。从中对你有何启发？
6. 植物的运动种类、表现和调节机理有什么不同？
7. 春化作用对农业生产有何意义？
8. 长日照植物、短日照植物和日中性植物开花诱导对红光和远红光的反应有何差异？
9. 光敏色素有哪两种存在形式？它们怎样调节种子萌发和开花的光周期诱导？
10. 在种子、果实成熟和植物衰老过程中，有哪些调节因素和生理生化变化？
11. 试述植物生长发育中基因的表达与调控。
12. 进一步查阅文献，试分析模式植物拟南芥对研究植物生长和发育的调控机理有何重要意义？现在已经取得了哪些重要成果？

第七章

生物多样性和植物的分类及命名

提 要 本章简述了生物多样性的概念、主要层次、生物多样性与人类的关系，以及当前生物多样性受到的威胁和灭绝的状况，并介绍了中国生物多样性的 5 个突出特点。本章的另一重要内容是介绍了植物分类的方法、植物分类的单位和阶层系统，以及对植物命名的双名法。本章进一步重述了作者关于植物界的范畴和主要的植物类群的意见。

第一节 生物多样性的含义和重要性

生物多样性（biological diversity）是一个内涵十分广泛的概念。通俗地说，生物多样性是指地球上的生物（包括动物、植物、真菌、原核生物等）及其与环境所形成的所有形式、层次和联合体的多样化。生物多样性包括多个层次或水平，如基因、细胞、组织、器官、种群、物种、群落、生态系统、景观等。每一层次都具有丰富的变化，即都存在着多样性，其中研究较多、意义较大的主要有 4 个层次，即遗传多样性（genitic diversity）、物种多样性（species diversity）、生态系统多样性（ecological system diversity）和景观多样性（landscape diversity）。遗传多样性亦称基因多样性，广义的概念是指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和，狭义的概念是指种内个体之间或一个群体内不同个体的遗传变异的总和（陈灵芝，1994）。物种多样性是指一定地区内物种的多样化。就全球而言，已被定名的生物种类约为 140 万种（世界资源研究所等，1992）或 170 万种（Wilson，1985；Tangley，1986；Shen，1987），但至今对地球上的生物物种数尚未弄清。生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化，以及生态系统内的生境差异、生态过程变化的惊人的多样性（Mcneely，1990）。景观多样性是指由不同类型的景观要素或生态系统构成的景观在空间结构、功能机制和时间动态方面的多样化或变异性（马克平等，1994）。上述 4 个层次的多样性有密不可分的内在联系，遗传多样性是物种多样性

和生态系统多样性的基础，任何一个物种都具有独特的基因库和遗传组织形式 物种多样性则显示了基因遗传的多样性，物种又是构成生物群落和生态系统的基本单元 生态系统多样性离不开物种多样性，这样，生态系统多样性也就离不开不同物种所具有的遗传多样性（葛颂，洪德元，1994）。

生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础，它为我们提供了食物、纤维、木材、多种工业原料等物质资源，也为人类生存提供了合适的环境。它们维系自然界中的物质循环和生态平衡。因此，研究生物多样性具有极其重要的意义。当前生物多样性已成为全球人类极为关注的重大问题，因为全球环境的恶化，人类掠夺式的采伐和破坏，生物多样性正在以前所未有的速度减少和灭绝。有人估测在 20 世纪初到 1986 年之间，中南美洲湿润热带森林的砍伐，造成 15% 的植物种灭绝，亚马逊河流域 12% 的鸟类灭绝。如果毁林继续下去，到 2020 年，非洲热带森林物种的损失可达 6% ~14%，亚洲可达 7% ~17%，拉丁美洲可达 4% ~9%。以目前的速度砍伐森林，大约有 5% 的植物、2% 的鸟类将灭绝（Reid，1989）。有人认为，保守估计，现在每天都有一个物种灭绝，如不采取有力措施，到 2050 年将有 25% 的物种陷入绝境，6 万种植物将要濒临灭绝，物种灭绝的总数将达到 66 万 ~186 万种。很多物种甚至尚未命名即已灭绝。一个物种一旦消失，就不会重新产生。1997 年全球五大洲均发生了森林火灾，世界自然保护基金会发表的年度报告说，1997 年是全球有史以来森林火灾最严重的一年，仅在印度尼西亚和巴西两国，就有 500 万 hm^2 的森林被烧毁。1997 年 12 月开始的巴西北部火灾已烧去了该地区 12.3% ~16.8% 的大草原和森林，许多珍贵动物受到威胁。据印度尼西亚官方消息，1998 年印尼东加里曼丹省的森林大火烧毁了44.28万顷林地。环境专家认为，东加里曼丹省的森林火灾对生物造成了重大损失，一些珍稀植物种灭绝，长期栖息在这里的熊、猩猩、野猪、鹿、猴、刺猬、穿山甲和老虎等稀有动物被烧死或逃至异地，昆虫的种类已大为减少等，其情景令人震惊！据估计，由于人类活动引起的物种的人为灭绝比自然灭绝的速度至少大 1000 倍（Wilson，1988）。

鉴于全球生物多样性日益受到严重威胁的状况，联合国环境规划署（UNEP）于 1988 年 11 月召开了生物多样性特设专家工作组会议，以探讨一项生物多样性国际公约的必要性。1992 年 6 月 5 日在巴西首都里约热内卢召开了联合国环境与发展大会，153 个国家在会议期间于《生物多样性公约》上签了字。

中国地处欧亚大陆东南部，位于北纬 4° ~52°，东经 73° ~135°，约有 960 万 km^2 管辖的领域，其气候多样，地貌类型丰富。中国是世界上生物多样性最丰富的国家之一（表 7-1），如中国的高等植物种类数仅次于马来西亚和巴西，居世界第三位，约有 30 000 种。此外，中国生物多样性还具有特有性高，珍稀和子遗植物较多，生物区系起源古老和经济物种很丰富等特点。如中国苔藓植物的特有属为 13 属，蕨类植物有 6 属，裸子植物 10 属，被子植物 246 属（钱迎倩，1998）。著名的子遗植物有水杉、银杉、银杏等。同样，中国的生物物种也有不少种类处于濒危状态，据不完全统计，苔藓植物中有 28 种，蕨类植物中有 80 种，裸子植物中有 75 种，被子植物中有 826 种。据调查，我国的生态系统有 40% 处于退化甚至严重退化的状态，生物生产力水平很低，

已经危及到社会和经济的发展。在《濒危野生动植物国际贸易公约》列出的 640 个世界性濒危物种中,中国占 156 种,约为其总数的 1/4。中国作为世界三大栽培植物起源中心之一,有相当数量的、携带宝贵种质资源的野生近缘种分布,其中大部分受到严重威胁,形势十分严重,如果不立即采取有效措施遏制这种恶化的态势,中国的可持续发展是不可能实现的(马克平,1998)。为此,加强对生物多样性的研究和保护,是全国人民的紧迫任务,更是生物科学工作者的历史使命。

表 7-1 世界和中国主要生物类群物种数

分类群	世界已知物种数	中国已知物种数	中国物种数占世界物种数的%	资料来源
病毒	1000			Wilson,1989
细菌	26900	5000	18.6	《中国生物多样性保护行动计划》
黏菌	500			《植物学》(下册),1992,高等教育出版社
真菌	46983	8000	17.0	《中国生物多样性保护行动计划》
地衣	26000			《中国药用地衣》《真菌学》
蓝藻	2000	900	45	《中国大百科全书·生物卷》
红藻	4410	300	6.8	《中国大百科全书·生物卷》
甲藻	1000	15(淡水)?(海水)		《中国大百科全书·生物卷》
隐藻	90	3(淡水)?(海水)		《中国大百科全书·生物卷》
金藻	1000	30(淡水)?(海水)		《中国大百科全书·生物卷》
黄藻	370	30(淡水)?(海水)		《中国大百科全书·生物卷》
硅藻	11000			《中国大百科全书·生物卷》
褐藻	1500	250	17	《中国大百科全书·生物卷》
裸藻	1000	300	30	《中国大百科全书·生物卷》
绿藻	8600			《中国大百科全书·生物卷》
轮藻	400	152	38	《中国大百科全书·生物卷》《中国轮藻志》
苔藓植物	23000	2100	9.1	《中国大百科全书·生物卷》《植物学》(下册)
蕨类植物	12000	2600	21.6	《中国蕨类植物属志》《植物学》(下册)
裸子植物	近 800	236	29.5	《中国植物志》(第 7 卷)
被子植物	250000	25000	10	《中国大百科全书·生物卷》

续表

分类群	世界已知物种数	中国已知物种数	中国物种数占世界物种数的%	资料来源
原生动物	30800			Wilson,1989
多孔动物	5000			同上
腔肠动物	9000			同上
扁形动物	12000			同上
线虫	12000			同上
环节动物	12000			同上
软体动物	50000			同上
棘皮动物	6100			同上
昆虫	751000	40000	5.3	《中国生物多样性保护行动计划》
其他节肢动物	123161			Wilson,1988
小的无脊椎动物	9300			同上
脊索动物	1273			同上
无颌类	63			同上
软骨鱼类	843			同上
硬骨鱼类	18150			同上
两栖类	4184	279	7.0	《中国生物多样性保护行动计划》
爬行类	6300	376	6.0	同上
鸟类	9040	1186	13	同上
哺乳类	4000	499	12.5	同上
鱼类	19056	2804	12.1	同上

第二节　植物的分类

一、植物分类的方法

（一）人为的分类

植物分类学是植物科学中产生最早和最基本的科学。自从人类有了利用植物的活动,也就有了植物分类知识的萌芽。任何科学的发展都受到当时社会生产力的水平、科学技术的发展水平,以及当时社会的伦理道德观念等各方面的影响和制

约。回顾植物分类学的发展史,可以大体上把植物分类分成林奈以前(约公元前300—公元1753)和林奈以后(从1753年到现在)两个大的时期。林奈以前的时期由于生产力水平很低,科学技术水平也低,而且受到"神创论"、"不变论"的思想统治,这一时期的植物分类和分类方法基本上为人为的方法(artificial),其基本特征是根据植物的用途,或仅根据植物的一个或几个明显的形态特征进行分类,而不考虑植物种类彼此间的亲缘关系和在系统发育中的地位。如古希腊的亚里士多德(Aristotle,公元前384—公元前322)将植物分为乔木、灌木和草本三大类,中国晋朝的嵇含(公元304)撰写的《南方草木状》为我国的第一部地方志,明代李时珍(1518—1593)所著《本草纲目》将所收集的1 000余种植物分为草、谷、菜、果、木5部和山草、芳草等30类,清代吴其濬在《植物名实图考》中也将植物分为谷、蔬、山草、隰草、石草、水草、蔓草、芳草、毒草、群芳、果、木12类。代表这一时期分类思想顶峰的为瑞典的林奈,他选择了植物的生殖器官如雌蕊和雄蕊的数目和形态为特征,即依据雄蕊的特征作为纲的分类标准;依据雌蕊的特征作为目的分类标准;依据果实的特征作为属的分类标准;依据叶子的特征作为种的分类标准。应该肯定,上述的分类方法虽然是人为的,但对人类的生产和生活等实际应用都起了重要作用,并为科学的分类积累了丰富的资料和经验。但是这些方法仍然是不够科学的,其结果可能会给植物分类带来混乱,不符合植物界的自然发生和发展,不能反映植物间的亲缘关系。

(二)自然的分类

植物分类发展的第二个时期,即林奈以后的时期,这个时期的最大变化是逐步由人为的分类方法发展到自然的分类方法(natural)。所谓自然的分类方法就是最接近进化理论,最能反映植物亲缘关系和系统发育的方法。这种分类方法是从形态学、解剖学、细胞学、遗传学、生物化学、生态学、古生物学等综合学科进行分类,特别依据最能反映亲缘关系和系统演化的主要性状进行分类。自然分类方法的发展是和达尔文的进化理论分不开的。1859年达尔文根据他亲身的考察和仔细的分析所获得的各种证据,总结了在他之前的一些学者有关生物进化的观点,创立了进化学说,发表了《物种起源》一书,有力地冲击了"神创论"和"不变论"。分类学开始从对种本身的描述,转到了重点描述能反映遗传进化关系的特征,并探讨建立植物界符合自然发展的进化谱系。林奈以后已有许多学者提出了有显著进步的分类方法,其中具有代表性的有柏纳(Bernard)与裕苏(Antoine Laurent de Jussieu)的分类法,边沁(Bentham)与虎克(Hooker)的《植物志属》(genera plantarum),其方法后来为恩格勒(Engler)与柏兰特(Prant)采用于《植物自然分科志》(naturalichen pflanzen familien)内。现代被子植物的主要分类系统有恩格勒(Engler)分类系统(1897)、哈钦松(J. Hutchinson)系统(1926)、塔赫他间(A. Takhtajan)系统(1942)和克朗奎斯特(Cronquist)系统(1958)。我国著名分类学家胡先 也曾于1950年提出了一个被子植物的多元系统。这些系统虽然还只是个初步的,距离建立起一个较完备的自然进化系统相差很远,而且这些系统间还有很多相反的理论和观点,但它们比起人为的分类系统显然是一个质的飞跃。由于植物界经历了几十亿年的

发生发展史，许多种类已经绝灭，因此探讨一个符合自然发展的分类系统是非常困难的，这是一项长期的多学科的共同任务。关于现代被子植物的 4 大著名分类系统将在本书第 13 章中进行讨论。

二、植物分类的基本单位和阶层系统

植物分类的单位和动物分类一样，主要为界（kingdom）、门（division 或 phylum）、纲（class）、目（order）、科（family）、属（genus）、种（species），其中界是最大的分类单位，种是基本的分类单位。

植物的种或物种在植物界中是真实存在的，而且是起源于一个共同的祖先。英国人约翰瑞（Ray John，1627—1705）曾对种定义为“来自相同亲代的许多个体”。现在一般对“种”的含义理解为：具有相同的形态学、生理学特征和有一定自然分布区的种群（居群 population）。同一种内的许多个体具有相同的遗传性状，彼此间可以交配和产生后代。在一般条件下，不同种间的个体不能交配，即或交配也不能产生有生育能力的后代，即生殖隔离。种是植物界长期历史进化的产物，种不变而又变。种可代代遗传，但又不是固定不变的，新种会不断地产生，已经形成的种也在不断发展变化和绝灭。

植物的分类单位也称阶元，各分类单位不仅表示大小或等级上的差异，而且还表明各分类单位间在遗传学和亲缘关系上的密疏。若干个亲缘关系比较接近，形态上有许多相似，甚至在一定条件下可以进行杂交的不同种可归属到比种大一级的分类单位“属”。依此类推，亲缘关系相近的若干个属可归属于一个“科”。同一科内的植物具有许多共同的特征。如十字花科约有 350 属，3 200 种，但它们都是草本，花两性，辐射对称，总状花序；花萼 4，每轮 2 片；花瓣十字形排列；花托上有蜜腺；雄蕊 6，外轮 2 个，短，内轮 4 个，为四强雄蕊；子房上位，由 2 个心皮组成；角果等。若干个相近的科又可归属于一个“目”，若干个相近的目再归属于高一级的“纲”，若干个纲可归属于一个“门”。由于植物种类繁多，常在上述的分类单位中又列亚单位，如亚种（subspecies）、亚属（subgenus）、亚科（subfamily）、亚目（suborder）、亚纲（subclass）、亚门（subdivision）等。每一个分类单位就是一个分类等级或分类阶元。各分类单位都有相应的拉丁词和一定的拉丁词尾，但属和种无固定的拉丁词尾（表 7-2）。将各个分类阶元按照高低和从属关系顺序地排列起来，即为植物分类的阶层系统，每一种植物在这个系统中都可以明确地表示它的分类地位。

表 7-2　植物分类单位（等级、阶元）和阶层系统

分类的单位（等级、阶元）				植物举例	
中　文	英　文	拉丁文	词　尾	中　文	拉丁文
植物界	Vegetable kingdom	Regnum vegetable		植物界	Regnum vegetable

续表

分类的单位(等级、阶元)				植物举例	
中 文	英 文	拉丁文	词 尾	中 文	拉丁文
门	Division,phylum	Divisio	-phyta	被子植物门	Angiospermae
亚门	Subdivision	Subdivisio	-phytina		
纲	Class	Classis	-opsida,-eae	双子叶植物纲(木兰纲)	Dicotyledoneae (Magnoliopsida)
亚纲	Subclass	Subclassis	-idae	蔷薇亚纲	Rosidae
目	Order	Ordo	-ales	伞形目	Apiales,umbellales
亚目	Suborder	Subordo	-ineae		
科	Family	Familia	-aceae	伞形科	Apiaceae, umbelliferae
亚科	Subfamily	Subfamilia	-oideae	芹亚科	Apioideae
族	Tribe	Tribus	-eae	胡萝卜族	Dauceae
亚族	Subtribe	Subtribus	-inae		
属	Genus	Genus	-a,-um,-us	胡萝卜属	*Daucus*
亚属	Subgenus	Subgenus			
组	Section	Sectio			
亚组	Subsection	Subsectio			
系	Series	Series			
种	Species	Species		野胡萝卜	*Daucus carota*
亚种	Subspecies	Subspecies			
变种	Variety	Varietas		胡萝卜	*Daucus carota* var. *sativa*
变型	Form	Forma			

第三节 植物命名法

无论是对植物进行研究,还是对植物进行利用,首先必须给它一个名称。但是在同一个国家的不同民族、不同地区常对同一种植物有多种不同的名称(同物异名),而不同的植物也可能有同一个名称(同名异物)。同样,不同国家的语言文字各不相同,一种植物的名称更是多种多样。为了避免由上述情况造成的‘同物异名’和‘同名异物’的混乱,为了便于各国学者的学术交流,必须对植物统一地按一定规则来进行命名。现行的植物命名都是采用双名法(binomial nomenclature)。早在1623年法国的包兴(C. Bauhin,1560—1624)就采用属名加种加词的双名法记述了6000种植物,后来里维纳斯(Rivinus)在1690年也提出给植物命名不得多于

两个字的意见。林奈接受了这些思想并予以完善化，1753 年他发表的巨著《植物种志》就采用了双名法，此后，双名法才正式被采用。

所谓双名法就是指给植物种的命名用两个拉丁词或拉丁化形式的词构成的方法。第一个词为所在属的属名，用名词，如果用其他文字或专有名词，则必须使其拉丁化，即将其词尾转化成拉丁文语法上的单数，第一格（主格）。书写时属名的第一个字母要大写。第二个词为种加词，大多用形容词，少数为名词的所有格或为同位名词，书写时均为小写。如用两个或多个词组成的种加词，则必须连写或用连字符号连接。此外，还要求在种加词之后写上该植物命名人姓氏的缩写。书写时第一个字母也必须大写，如小球藻的名称为 *Chlorella vulgaris* Beij. 第一个拉丁词 *Chlorella* 为属名（小球藻属），*vulgaris* 为种加词，Beij. 是命名人 Beijerinck 的缩写，第一个字母也要大写，在缩写名后要加一个圆点“．”。以前由林奈定的名，他的名字均缩写为 1 个字母 L.，例如稻 *Oryza sativa* L.，但其他人则不得缩写为 1 个字母。中国命名人一律用汉语拼音名缩写。每种植物只有 1 个合法的名称，即用双名法命的名，也称学名（scientific name）。需要注意的是中文名不能称学名，它是由《中国植物志》或《孢子植物志》等权威著作根据拉丁名称的含义确定的相对应的中文名。由于双名法比较科学，得到了各国植物学者的赞同，后经国际植物学大会讨论通过，并制定了统一的《国际植物命名规则》（international code of botanical nomenclature），每次国际植物学大会都对规则进行修改和完善。

对于植物的亚种或变种则要用 3 个拉丁词来命名，即属名 + 种加词 + 变种加词。书写时，要求在变种加词之前写上英文字变种 variety 的缩写。同样，在变种加词的后面写上变种的命名人名缩写。如白丁香，它是紫丁香的一个变种，其拉丁名称为 *Cyringa oblate* Lindl. var. *alba* Rehd.，其中 Lindl. 为紫丁香的命名人名的缩写，Rehd. 为变种命名人名的缩写，var. 是 variety 的缩写。这种用 3 个拉丁词给植物命名的方法称为三名法。

有了统一的“双名法”，对植物学的发展具有极大的意义，不仅可以消除植物命名中的混乱现象，还可大大地推动国际交流。同时，双名法也为查知所写的植物在植物分类系统中的位置提供了方便，如表 7－2。

第四节　植物界的基本类群

按照四界或五界生物系统（见绪论），植物界主要包括真核藻类（或真核多细胞藻类）、苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物。对上述植物界的各类又可根据一定的特征将它们划分成不同大小和不同含义的类群，如根据植物是否产生种子，可将上述各类植物分为不产生种子的孢子植物（spore plant）［也称隐花植物（cryptogamae）］和种子植物（seed plant）［又称显花植物（phanerogamae）］，前者包括真核藻类（约 10 门）、苔藓和蕨类，后者包括裸子和被子植物；根据植物体是否有根、茎、叶的分化，可将植物界分成原植体植物（thallophyte）和茎叶体植物，前者仅包括各

门真核藻类，后者包括苔藓、蕨类和裸子、被子植物；根据合子是否发育为胚，可将植物界分为无胚植物（noembyophyte）和有胚植物（embryophyte），前者仅包括各门真核藻类，后者包括其余各门类。原植体植物，或无胚植物又可称为低等植物（lower plant），茎叶体植物，或有胚植物又可称为高等植物（higher plant）；根据植物体内有无维管组织的分化，可将植物界划分为非维管植物（novascular plant）和维管植物（vascular plant），前者包括真核藻类和苔藓，后者包括蕨类和种子植物；将生殖器官为颈卵器的苔藓、蕨类和裸子植物统称为颈卵器植物。总之，植物界类群的划分不都是分类学上的意义，主要是依据某个特征进行大归类，但对于了解植物界的概况和理解植物界的一些基本概念则是有密切关系的。

本教材仍将单细胞真核藻类列入植物界中，不赞成将真核单细胞和群体的藻类归入原生生物界。本教材基本按照四界生物系统（原核生物界、植物界、动物界、真菌界或菌物界）进行论述，同时又考虑生物界在系统发育中各界之间的联系和植物生物学的基础课的性质，所以，仍然将原核生物中的光合放氧藻类和真菌类也分别列章（第八和第十五章）予以介绍。

思考与探索

1. 生物多样性的问题是在怎样的情况下提出的？联系中国的实际情况，分析保护生物多样性的紧迫性和深远意义是什么。怎样正确处理生物多样性的保护与发展的关系？
2. 怎样理解遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性的含义及其相互关系？
3. 查阅几本植物志，归纳一下植物分类的单位和亚单位有哪些。各分类单位间的关系如何？并分析一下双名法和三名法的结构及书写方法有何规则。
4. 根据不同的生物分界系统谈谈你对植物界的含义及其所包含的植物类群的理解和看法。

第八章

原核藻类

（Prokaryotic Algae）

提要 原核藻类是具有核物质，但没有核膜、核仁，也没有膜包围的叶绿体、线粒体、高尔基体等细胞器，具有光合色素，能够进行光合作用并产生氧气的原核生物。本章在简单介绍了原核生物与真核生物细胞结构主要区别的基础上，重点论述了蓝藻门的主要特征、代表种类和与人类的关系。由于蓝藻在分子生物学研究上具有非常重要的科学价值及应用前景，本章特别设置了“蓝藻是植物分子生物学研究的重要模式”和“原核藻类的分子遗传学和基因工程研究”两个知识“窗口”。同时，对于原绿藻分类地位的研究简况和新的分子生物学的证据及不同的观点也作了介绍。

第一节 原核生物与原核藻类

凡细胞不具有核膜、核仁，没有膜包围的叶绿体、线粒体等细胞器的生物即为原核生物（prokaryote）。在地质史上原核生物出现的最早，约在 35 亿～33 亿年前就产生了厌氧的细菌类。现代生存的原核生物主要包括细菌（真细菌）、放线菌、古细菌、蓝藻和原绿藻等。原核生物在细胞结构和生殖方式上表现出明显的原始性，与真核生物有很大的不同（表 8－1）。在两界生物系统中细菌和蓝藻同归于植物界的裂殖植物门，因为它们均以细胞直接分裂进行繁殖。后来根据二者营养方式的不同，分别将细菌和蓝藻各自独立为门。1979 年又发现了含叶绿素 a，b 的原核生物——原绿藻（*Prochloron*）。按照近代提出的生物多界系统，将原核生物从植物界中分出，单立为原核生物界。本教材之所以仍然介绍原核生物，除了多年的传统外，还因为原核生物与植物界存在某些相同之处，特别是原核藻类，它们的营养方式、光合作用过程及放氧等特征和植物界并没有什么不同，而且许多藻类学家一直把它们和真核藻类一样进行研究。从生物进化上看，原核藻类和真核藻类关系密切，了解原核藻类对分析真核藻类的起源和系统发育亦有重要意义。同时也考虑到原核藻类和真核藻类的差异以及许多人赞同成立原核生物界的事实，故将原

核藻类单列为一章。至于细菌类,由于《微生物学》还要详细讲述,故本教材从略。

表 8-1 原核生物与真核生物细胞的主要区别

特征		原核生物	真核生物
DNA	形态	单链共价闭合,环状,不聚缩形成染色体	分裂期聚缩成染色体
	组蛋白	无	有
核	核膜	无	有
	核仁	无	有
	真核	无	有
有丝分裂	纺锤体	无	出现
	着丝粒	无	有
减数分裂		无	绝大多数有
膜细胞器		无,或有一些薄片或片层	有质体、线粒体、内质网、高尔基体、液泡等
核糖体		有,沉降系数 70 S	细胞质中的为 80 S,细胞器中的为 70 S
鞭毛		由鞭毛蛋白组成,不是 9 +2 型,中空	9 +2 型
细胞壁组成		主要为肽葡聚糖	主要为纤维素、果胶质、几丁质等

原核藻类主要包括蓝藻和原绿生物,其主要特征、代表种类、分类地位、经济价值和科学价值将分别在下面两节中进行讨论。

第二节 蓝 藻 门
(Cyanophyta)

一、主要特征

(一) 藻体形态

蓝藻也称蓝绿藻(blue-green algae),20 世纪 70 年代以来则常称为蓝细菌(cyanobacteria)。藻体形态有单细胞、非丝状群体(片状、球形、椭圆形或不规则形等)、丝状体(分枝或不分枝)等多种类型。蓝藻均不具鞭毛,但有些丝状体类型可以滑行或摆动,如颤藻属(*Oscillatoria*)等。

(二) 细胞结构

1. 细胞壁

蓝藻细胞均具有细胞壁，其主要成分为肽聚糖（peptidoglycan），与真细菌类相同，均可被溶菌酶（lysozyme）溶解。绝大多数蓝藻的细胞壁外均具有或厚或薄的胶质鞘（gelatinous sheath），故蓝藻也曾称为黏藻。

2. 原生质体

蓝藻原生质体的中央区域为“核区”（nuclear region），通常称为中央质（centroplasm）。核区中为遗传物质，即许多裸露的环状 DNA 分子，呈细纤丝状，没有组蛋白与之结合，无核膜和核仁，但有核的功能，称为原始核或原核（prokaryon），或称为“类核”（nucleoid）。在核区周围的细胞质通常称周质（periplasm）或色素质（chromoplasm），其中无质体、线粒体、高尔基体、内质网、液泡等细胞器。在电镜下可见周质中有许多扁平的膜状光合片层系统，即类囊体（thylakoid）。光合色素均存在于类囊体的表面。现在还发现极少数蓝藻没有类囊体，如胶囊藻（*Gloeobacter violaceus*），其光合色素分布在质膜上，质膜行使光合膜的功能。蓝藻的光合色素有 3 类：即叶绿素 a、类胡萝卜素（包括 β-胡萝卜素和蓝藻黄素、颤藻黄素等几种叶黄素）、藻胆素（phycobilin）。藻胆素为一类水溶性的光合辅助色素，它是藻蓝素（phycocyanobilin）、藻红素（phycoerythrobilin）和别藻蓝素（allophycocyanin）3 种色素的总称。藻红素主要吸收绿光（490 nm），藻蓝素主要吸收橙红光（618 nm）。由于藻胆素（生色团）紧密地与蛋白质结合在一起，所以又总称为藻胆蛋白（phycobiliprotein）。藻蓝素与蛋白质结合形成藻蓝蛋白，呈蓝色，藻红素与蛋白质结合形成藻红蛋白，呈红色。电镜下可见藻胆蛋白呈细小颗粒状，分布于类囊体的表面，称为藻胆体（phycobilisome），其光能传递过程是：光能→藻红素→藻蓝素→别藻蓝素→叶绿素 a。蓝藻细胞大多呈蓝绿色，故又称蓝绿藻（blue green algae）。蓝藻细胞中还有核糖体，沉降系数为 70 S。有些蓝藻细胞的周质中有气泡（gas vacule），亦称伪空胞，具有调节蓝藻浮沉的作用。蓝藻细胞中贮藏的光合产物主要为蓝藻淀粉（cyanophycean starch）、蓝藻颗粒体（cyanophycin）和脂质颗粒（lipid granule）等。蓝藻细胞的亚显微结构如图 8-1。

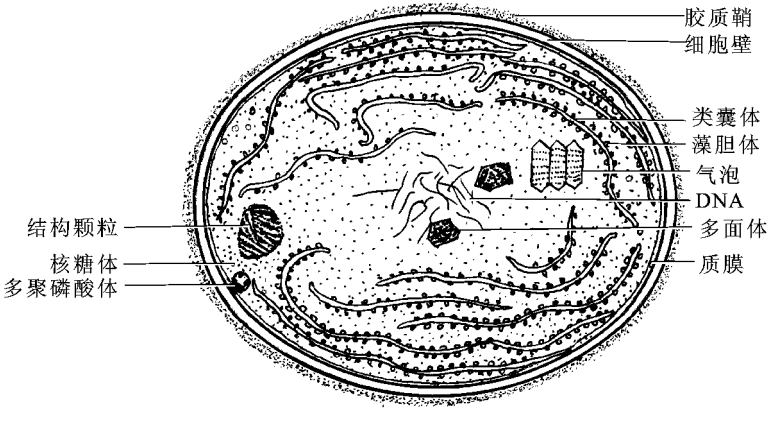


图 8-1 蓝藻细胞亚显微结构示意图

（三）异形胞

一部分丝状蓝藻的细胞列中具有一种特殊的细胞，即异形胞（heterocyst）。如鱼腥藻属（*Anabaena*）、念珠藻属（*Nostoc*）等。它是由普通营养细胞在一定条件下分化形成的。它和营养细胞的主要区别是：壁厚，尤其与营养细胞相邻接的两端更厚；细胞质中的颗粒物质溶解，呈均质状态；原来的类囊体膜解体，又重新形成膜；颜色呈淡黄绿色或呈透明状。异形胞的亚显微结构如图 8－2。异形胞仍然是一个生活细胞，它的大小和在藻丝中的位置因种的不同而不同。异形胞主要有两个功能，一是异形胞将藻丝细胞分隔成藻殖段进行营养繁殖；二是细胞内含固氮酶，可直接固定大气中的氮。

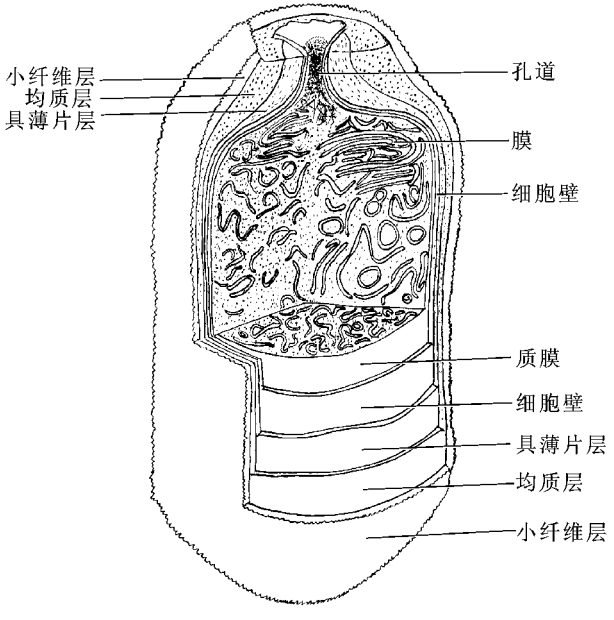


图 8－2 异形胞三维亚显微结构
（自 Lang 和 Fay，1971）

（四）繁殖方式

蓝藻的繁殖方式主要为营养繁殖，包括细胞直接分裂［即裂殖生殖（schizogeny）］、断裂和形成段殖体（或藻殖段）（homogonium）进行繁殖。此外，少数种类可形成外生孢子（exospore）、内生孢子（endospore）进行无性生殖。许多丝状体种类能形成厚壁孢子（akinete），这种孢子可长期休眠以度过不良环境，条件适宜时可萌发产生新个体（图 8－3）。蓝藻没有有性生殖现象。

（五）生境和分布

蓝藻分布很广，淡水、海水中，潮湿地面、树皮、岩面和墙壁上都有生长，尤以富营养化的淡水水体中数量多，甚至在 40 ℃到 90 ℃的温泉中也有一些蓝藻可以正常地生活和繁殖。此外，还有一些蓝藻与其他生物共生，如有的和真菌类共生形成

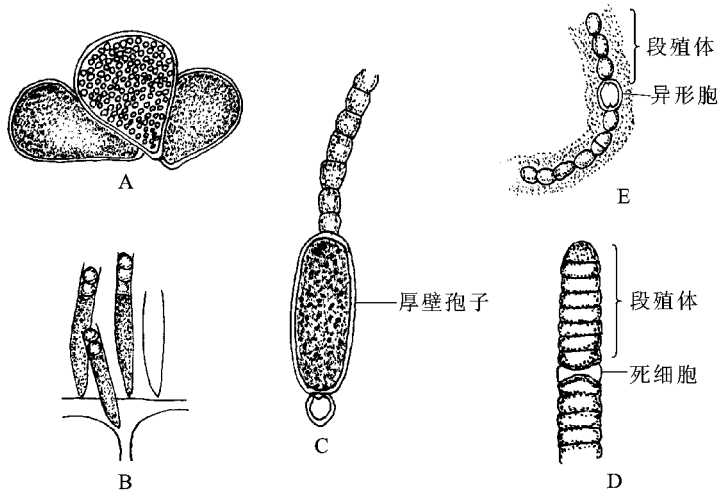


图 8－3 蓝藻的繁殖方式

A. **皮果藻属(*Dermocarpa*)产生内生孢子**
B. **管胞藻属(*Chamaesiphon*)产生外生孢子**
C. **筒孢藻属(*Cylindrospermum*)产生厚壁孢子**
D. **颤藻属(*Oscillatoria*)死细胞或隔离盘形成段殖体**
E. **念珠藻属(*Nostoc*)由异形胞将藻丝隔离形成段殖体**

地衣,有的与蕨类植物满江红(*Azolla*)共生,还有的与裸子植物中的苏铁(*Cycas*)共生等。

二、分类及经济价值

(一) 分类概况

蓝藻门现存种类约 1 500 ~ 2 000 **种,分为色球藻纲**(Chroococcophyceae)、**段殖体纲**(Hormogonephyceae)**和真枝藻纲**(Stigonematophyceae)3 **纲。它们的祖先出现于距今约** 35 **亿** ~ 33 **亿年前,是已知地球上出现最早最原始的光合自养和放氧的原核生物。**

(二) 经济价值和代表种类

1. **食用**

著名食用蓝藻有普通念珠藻(*Nostoc commune* Vauch. **,俗称地木耳)、发状念珠藻(***Nostoc flagelliforme* Born. et Flah. **,俗称发菜)、海雹菜[***Brachytrichia quoyi* (C. Ag.) Born. et Flah.**]、苔垢菜(***Calothrix crustacea* Thur.**)、钝顶螺旋藻(***Spirulina platensis***)(见彩色插图Ⅰ)等,尤以发菜和钝顶螺旋藻最著名(图 8－4)(见彩色插图Ⅰ)。**

2. **固氮蓝藻**

已知可固定大气中氮(N_2**)的蓝藻约有** 150 **余种,中国已报道的固氮蓝藻约有**

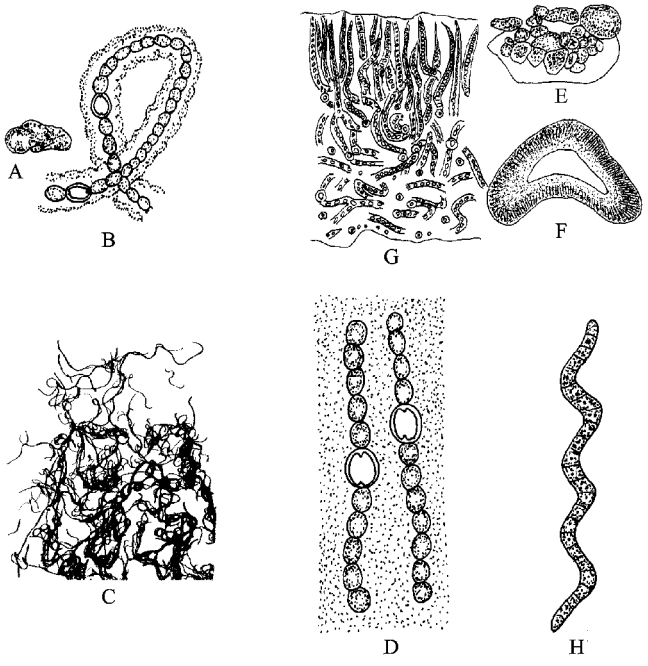


图 8-4 食用蓝藻

A,B. 普通念珠藻(A. 外形 B. 部分胶被中的 1 条藻丝)

C,D. 发状念珠藻(C. 外形 D. 部分胶被中的藻丝)

E~G. 海雹菜(E. 外形 F. 横切面 G. 横切面一部分放大) H. 钝顶螺旋藻

30 多种,其中大多数为具有异形胞的种类,如满江红鱼腥藻(*Anabaena azollae* Strasb.)、固氮鱼腥藻(*A. azotica*)、林氏念珠藻(*Nostoc linckia*)、环圈项圈藻[*Anabaenopsis circularis* (G. S. west) Wolosz. et Miller]、溪生单歧藻(*Tolypothrix rivularis* Hansg.)、沼泽念珠藻(*Nostoc paludosum* Kutz.)等(图 8-5)。蓝藻固氮的反应过程大体可写作 $N_2 \xrightarrow{\text{固氮酶的催化作用}} NH_3$。中国对固氮蓝藻在农业生产的应用上取得了明显成绩。在大面积的试验中表明,稻田中放养固氮蓝藻可增产 7% ~ 15%。

3. 蓝藻的放氢

有些蓝藻在缺氧的条件下,固氮酶可以催化放出氢气。氢气是人类理想的燃料。

4. 蓝藻与"水华"

许多蓝藻喜生于有机质丰富的富营养化的水体中,特别是在夏季,有些蓝藻常在某些湖泊、池塘或河流中过量繁殖,甚至是爆发性地繁殖,不仅使水体变色,而且还在水表形成一层或薄或厚的蓝绿色的藻体浮沫,并散发出霉腐味或腥味,这种现象即为"水华"(water bloom,water-flower)。水华现象的发生即表明该水体受到了污染,水质已达富营养化状态。同时,由于水华的发生,又进一步加剧了水的污染,带来了更严重的危害,如造成水体中的溶解氧大量被消耗,致使水体中的鱼、虾等水生动物因缺氧窒息致死。有些蓝藻还会产生毒素,引起水生动物和人、畜中

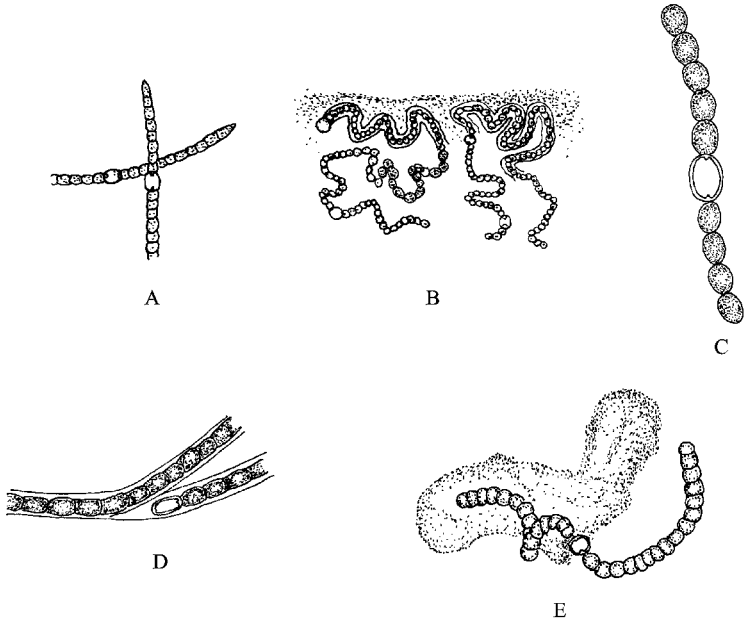


图 8-5 几种固氮蓝藻

A. 固氮鱼腥藻 B. 林氏念球藻 C. 满江红鱼腥藻 D. 溪生单歧藻 E. 沼泽念珠藻

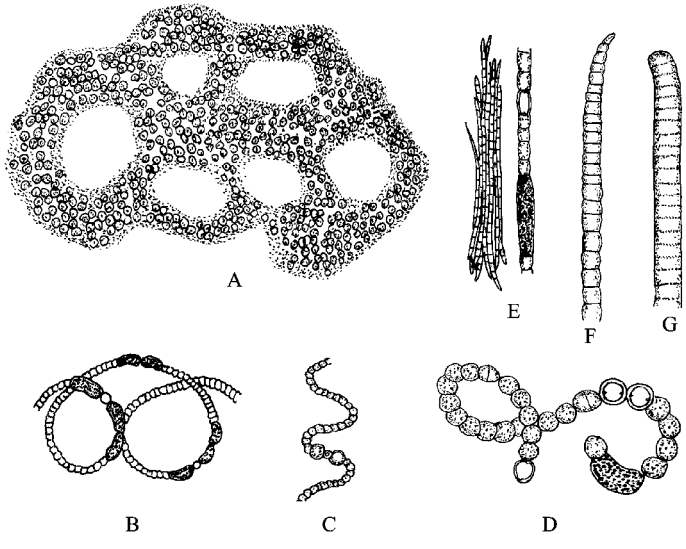


图 8-6 常见形成水华的蓝藻

A. 铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*) B. 水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)

C. 螺旋鱼腥藻(*A. spiroides*) D. 卷曲鱼腥藻(*A. circinalis*)

E. 水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*) F,G. 颤藻属(*Oscillatoria*)

毒,如微囊藻属(*Microcystis*)(见彩色插图Ⅰ)、鱼腥藻属(*Anabaena*)、束丝藻属(*Aphanizomenon*)、节球藻属(*Nodularia*)、颤藻属(*Oscillatoria*)等属中的一些种(图 8-6)都

可以产生藻毒素。藻毒素有多种,其中微囊藻毒素(microcystin)是最常见的一种,它主要损害鱼和其他动物以及人的肝脏,是一种肝毒素,严重时可引起肝的癌变。据报道,1943 年在非洲某地因出现铜绿微囊藻水华,毒死了数千只牛、羊和其他动物。现在,蓝藻水华已成为我国和世界上其他许多地区的严重水环境公害,目前国内外都在探讨各种防治措施,但最根本最有效的防治措施还是真正控制水污染。

5. 蓝藻的科学价值

由于蓝藻的结构和遗传特性类似于革兰氏阴性细菌,部分种类具有天然转化系统和有效重组系统,所以,蓝藻在光合、固氮、叶绿体起源和植物进化等研究中具有重要地位。它们不仅是许多植物分子生物学研究的重要模式,而且在蓝藻基因工程的研究上也取得了许多重要研究成果,自 1980 年以来,克隆的已知功能的蓝藻基因约在 130 种以上(参阅本章两个窗口)。今后,蓝藻分子遗传学和蓝藻基因工程的研究将会在理论上和应用上得到更加深入和更广泛的发展。

窗口

蓝藻是植物分子生物学研究的重要模式

依据内共生学说,蓝藻是植物叶绿体的祖先。基因组数据的比较分析表明,被子植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)核基因组有 4500 个左右的蛋白编码基因(约占其总基因数的 18%)来自于蓝藻。因此,在蓝藻内共生并发展为叶绿体的过程中,大多数基因都转移到植物细胞核中,而叶绿体只保留了 5% ~10% 的基因。蓝藻与高等植物的这种演化关系使得它们可能在一些方面作为植物分子生物学研究的模式。

蓝藻基因组较小,一般不超过 9000 kb(千碱基对),如常用的单细胞蓝藻——集胞藻(*Synechocystis* sp.) PCC 6803,其染色体 DNA 只有 3573.47 kb(http://www.kazusa.or.jp/cyano)。蓝藻易于进行遗传学操作,可针对特定基因进行定向插入失活、表达元件修饰和密码子置换。尤其是集胞藻 PCC 6803 等藻株能够利用糖类进行异养生长,在光合作用必需基因被插入失活时仍然能够利用糖类维持其突变株细胞的生存,因而成为光合作用研究的模式,并且对于光合系统反应中心等核心问题的研究发挥了不可替代的作用。蓝藻中的胶菌藻属(*Gloeobacter*)不具有类囊体膜结构,其光合系统和藻胆体捕光天线位于细胞质膜。这种类型的蓝藻对于类囊体膜乃至生物膜发生的分子生物学基础的研究具有特殊的价值。与此相对应,具有类囊体膜的蓝藻,如集胞藻 PCC 6803,也能够通过基因操作使其失去类囊体结构。通过系统的基因功能研究和蛋白质相互作用分析,蓝藻及植物叶绿体类囊体膜发生机理必将被揭示。

蓝藻基因组中也存在光敏色素蛋白基因(*cph*),为植物光敏色素的起源提供了直接的证据。集胞藻 PCC 6803 的 Cph1 蛋白可与发色团组装成完整的光敏色素,具有红光/远红外光两种形式相互逆转的基本特征,与植物光敏色素十分相似。Cph1 的 C 端具有激酶活性,可利用 ATP 进行自我磷酸化,其磷酸基团进一步传递给下游相邻基因编码的应答调控蛋白,使其激活并可能调控相关基因表达。光敏色素和应答调控蛋白组成了一个光调控的信号转导途径。植物和蓝藻光敏色素在激酶性质上有所不同,但它们发挥作用的基本模式相一致。

由于高等植物基因组中存在许多起源于蓝藻的基因,除了光合器和光敏色素的研究外,蓝

藻还可能对于植物生命活动其他方面的研究发挥作用。譬如，γ－维生素 E 甲基转移酶基因就是先在蓝藻获得鉴定，再从拟南芥基因组中发现其同源基因的。该基因的发现为利用基因工程技术提高作物 α－维生素 E 含量奠定了基础。再如，生物膜的脂肪酸不饱和度一直被认为是植物抗寒机理的一个重要方面，研究者正是通过对蓝藻细胞不饱和脂肪酸含量的遗传操作获得了第一批直接证据，之后在高等植物也获得了类似的结果。以上例证体现了一个重要的生物学研究方法，即选择简单、原始的生物作为研究模式解析复杂的生命活动过程。

参考文献

1. Martin W，et al. Evolutionary analysis of *Arabidopsis*，cyanobacterial and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. Proc Natl Acad Sci. 2002，99：12246～12251

2. Bryant D A. Molecular biology of cyanobacteria. Dordrecht，Boston，London：Kluwer Academic Publishers，1994

3. Guglielmi G，et al. The structure of *Gloeobacter violaceus* and its phycobilisomes. Arch Microbiol，1981，129：181～189

4. Yeh K C，et al. A cyanobacterial phytochrome two-component light sensory system. Science，1997，277：1505～1508

5. Shintani D，DellaPenna D. Elevating the vitamin E content of plants through metabolic engineering. Science，1998，282：2098～2100

（徐旭东　中国科学院水生生物研究所　研究员）

第三节　原绿生物
（Prochlorophytes）

原绿生物是 20 世纪 80 年代发现的具有叶绿素 a，b，不含藻胆素的原核藻类。原绿藻（*Prochloron*）亦称原绿细菌，是最早被发现的一种原绿生物。

原绿藻首先是由美国藻类学者赖文（Lewin）在加利福尼亚海湾的海鞘类动物的泄殖腔中发现的。赖文当时根据该藻为单细胞和原核，将其定名为蓝藻门集胞藻属中的 *Synechocystis didemni* Lewin，并于 1975 年发表在美国 Phycologia 杂志上。后来经过进一步研究，发现该藻含叶绿素 a，b，而不含藻胆素，故认为将它归属于蓝藻门不妥，但又不能归于绿藻门。因此，建议将该藻另建立一个门，即原绿藻门（Prochlorophyta），其名称也重新定为 *Prochloron didemni*（Lewin）Lewin。以后在夏威夷群岛、墨西哥、澳大利亚、马绍尔群岛、加勒比海等热带海区也相继发现了此藻。1980 年 3 月我国藻类学家曾呈奎教授在西沙群岛发现了生于苔藓虫上的原绿藻。在我国的海南岛也有发现。

原绿藻，单细胞，直径为 6～25 μm（中国发现的原绿藻直径为 8～12 μm），翠绿色，含叶绿素 a，b（chla∶chlb＝5∶6）。电镜下观察，细胞中央为一较大的核区，无核膜、核仁，无叶绿体、线粒体等细胞器，类囊体表面无颗粒，有的类囊体单一，也

有的类囊体有局部垛叠,具有核糖体、多面体(图 8-7)。经分析,还含有胡萝卜素和叶黄素,细胞壁含有原核细胞特有的胞壁酸(muramic acid)。经测定该藻不仅具有光系统Ⅰ的功能,而且具有光系统Ⅱ的功能,当光强为15000 lux,水温为30 ℃时,光合作用速度为每毫克叶绿素每小时释放 6.3 ml 氧气。

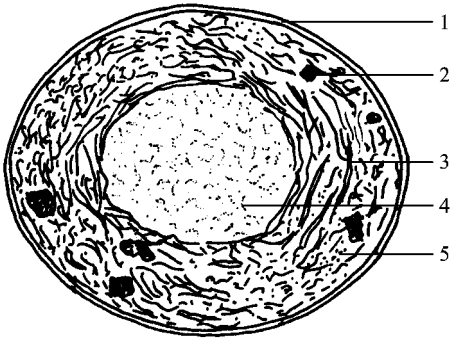


图 8-7 原绿藻的超微结构

1. 细胞壁 2. 多面体 3. 类囊体 4. 核区 5. 核糖体

后来,又发现了其他的原绿生物,如在荷兰的许多浅水湖中发现的原绿丝蓝细菌属(*Prochlorothrix*),在开放性海洋的深透光层中发现的原绿蓝球属(*Prochlorococcus*)等。前者为丝状,所含叶绿素 a,b 的比率为 8∶1 ~9∶1;后者为球形,直径不足 1 μm,不含叶绿素 a,但含有叶绿素 a 的修饰形式,称为二乙烯叶绿素 a,它和叶绿素 b 的比率接近于 1,这与海洋绿藻类相似,并且该藻在海洋中的数量相对较大,可达 $10^4 \sim 10^5$ 个细胞/ml。

近年来,有些学者对上述 3 种原绿生物的 16 S rRNA(即沉降系数为 16 S 的核糖体核酸)进行了测序分析,他们发现这几种原绿生物分别和一些蓝藻更接近,并把它们列入多系进化分支的蓝藻进化树中(David R Boone, Richard W Castenholz, George M Garrity. Bergey 's Manual of Systematic Bacteriology, 2001)。因此,认为这些原绿生物应归入到蓝藻门。此外,还有人研究发现,在原绿球藻属的深水种类中含有少量的藻红素(Hess, 1996),而在蓝藻门的聚球藻(*Synenchococcus* PCC 7942)中还发现了叶绿素 a,b 结合蛋白。这些发现也支持原绿生物和蓝藻关系密切,原绿生物不应单独成立一个门,主张将其归入蓝藻门。由此看出,从分子生物学的研究中,对于原绿生物的分类地位提出了新的证据和看法。不过,也有人对此提出质疑,即 16 S rRNA 虽然较为保守,对它的测序分析可以作为研究生物之间亲缘关系的重要依据,但它毕竟所含的氨基酸很少,只有 1450 个,仅仅根据这一点就得出结论未免勉强。所以,关于原绿生物的分类地位还需要进行多学科更深入更全面地研究,它们的分类地位才能得到科学地解决。

原绿生物的发现对于研究生物的系统发育具有重要意义。由于它们含有叶绿素 a 和 b,曾经认为根据内共生理论,原绿生物可能通过内共生形成真核生物的叶绿体。但是,通过 16 S rRNA 的测序比较发现,几种原绿生物并不是含叶绿素 a,b 的绿色植物叶绿体的早期祖先。相反,原绿生物、蓝藻类和植物的叶绿体都可能是

来自于一个共同的祖先。因此,原绿生物在生物系统发育中的地位还需要进一步地进行探讨。

原核藻类的分子遗传学和基因工程研究

蓝藻、原绿藻等原核藻类的分子遗传学和基因工程研究在过去 20 多年里取得了长足的发展,既有基因突变、功能鉴定、表达调控和基因组学等基础研究,也有用于环境保护和医药健康等方面的应用性研究。在研究中使用较多的主要有聚球藻(*Synechococcus*)、集胞藻(*Synechocystis*)、胶菌藻(*Gloeobacter*)和原绿球藻(*Prochlorococcus*)等属的单细胞种类和螺旋藻(*Spirulina*)、鱼腥藻(*Anabaena*)、念珠藻(*Nostoc*)和眉藻(*Calothrix*)等属的丝状种类,其中近 10 个种类(或株系)全基因组测序的完成是该领域近年来的重要进展之一。目前测序的结果显示,原核藻类基因组大小一般是 1 600 ~ 9 200 kb(参见 http ://www. kazusa. or. jp/cyano/cyano. html 和http ://www. jgi. doe. gov/JGI_microbial/html/index. html)。虽然有关光合作用、异形胞分化、生物节律和对某些环境因子的响应等基因已得到较为系统的研究,但基因组中仍有半数以上的基因功能不明。

在基因工程方面,已在蓝藻中转入和表达了许多有实用价值的基因。如多种芽孢杆菌伴孢晶体蛋白基因,分别转入组囊藻(*Anacystis nidulans* R2,现称为聚球藻)、鱼腥藻(*Anabaena* sp.)等,用于杀灭蚊子幼虫;解毒酶基因转入鱼腥藻 PCC 7120(现又称念珠藻 PCC 7120),用于分解六氯己烷等杀虫剂;金属硫蛋白基因,转入鱼腥藻 7120 和集胞藻 6803 用于处理环境中重金属离子污染;β-羟基丁酸聚合酶基因,转入聚球藻(*Synechococcus* sp.) PCC 7942,用于制备可降解塑料;人肿瘤坏死因子-α 基因、人尿激酶原基因、人表皮生长因子、人粒细胞集落刺激因子基因和泛素胸腺素 α1 融合蛋白基因等转入鱼腥藻 7120 或聚球藻(*Synechococcus* sp.) PCC 7002等,用于制备重组药物。

上述基因工程蓝藻主要用于公共卫生、医药健康和环境保护等领域。由于表达效率较低和大量培养技术尚待改进,目前一般还达不到规模化生产和应用的水平。另一方面,螺旋藻等可规模化养殖的种类目前尚不能进行基因转移,或有报道而难以重复。在螺旋藻等种类实现基因转移技术的突破是蓝藻基因工程面临的挑战之一。对于要释放到环境中的基因工程蓝藻,其安全性是一个突出的问题,应评估其本身可能对生态环境造成的影响。

参考文献

1. Bryant D A. Molecular biology of cyanobacteria. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1994

2. 陈峰,姜悦. 微藻生物技术. 北京:中国轻工业出版社,1999

3. 徐旭东. 基因工程杀蚊幼蓝藻研究的由来和发展. 水生生物学报,2001,25:76 ~ 82

4. Koksharova D A, Koksharova D A, Wolk C P. Genetic tools for cyanobacteria. Appl Meicrobiol Biotechnol, 2002, 58: 123 ~ 137

(施定基　中国科学院植物研究所　研究员)

思考与探索

1. 原核藻类和其他原核生物的共同特征及其主要区别是什么？它们和真核生物（特别是植物）有何主要异同？
2. 异形胞的结构特点是什么？它的主要生理功能是什么？进一步查阅有关文献资料，分析目前国内外对异形胞分化机理的研究进展如何。
3. 蓝藻与水环境的关系如何？进一步查阅文献资料，重点分析为什么有些水体会发生水华现象。形成水华的常见蓝藻有哪些？水华造成的主要危害有哪些？目前，国内外主要采取哪些措施对水华进行防治？
4. 蓝藻有何重要经济价值？其应用前景如何？
5. 用蓝藻进行分子生物学研究有何特点？现在用于转基因的蓝藻主要有哪些种类？已经取得了哪些重要成就？
6. 阅读教材并进一步查阅文献资料，试分析原绿藻的分类地位及其在生物系统发育研究上的重要意义。

第九章

真核藻类

（Eukaryotic Algae）

提要 本章介绍了真核藻类在形态、细胞结构、生殖结构、生殖方式和生活史等方面的特点，对于比较难掌握的生活史问题特提出从生活史中减数分裂发生的3个不同时期来理解的新思路。本章还比较了真核藻类10个门的主要异同，从中选取了种类较多，分布较广，经济价值较大或与人类关系密切的绿藻、轮藻、硅藻、褐藻和红藻5个门的代表种类进行了重点分析。同时，本章简单介绍了藻类在食用、药用、工业、水环境等方面的重要价值，特别是在本章中开设了“真核藻类光合器的亚显微结构”；“衣藻与叶绿体基因工程研究”；“紫菜生活史和个体发育中光合特性及两种藻胆体的研究”；“微藻和大型海藻的开发及应用”4个知识窗口，以加深和提高对藻类的认识和开拓我们探讨藻类世界的领域。

第一节　真核藻类概述

真核藻类是一群没有根、茎、叶分化的，能够进行光合作用的低等自养真核植物。最古老的真核藻类大约出现于距今15亿～14亿年前。真核藻类并不是一个自然类群，但有如下共同特征：

一、藻体的形态结构

真核藻类大多数种类个体微小，最小的仅为几个微米，也有少数种类个体较大，如海带长达几米，巨藻的长度甚至可达百米以上。藻体形态具有丰富的多样性，有单细胞、各式群体、丝状体、叶状体、管状体等，褐藻中有些种类外形上还有“叶片”、柄和固着器的分化。绝大多数种类结构简单，没有明显的组织分化，仅少数种类有表皮层、皮层和髓的分化，如褐藻中的海带等（图9－18B）。但所有的藻类均无真正的根、茎、叶的分化，体内亦无维管组织的分化。因此，真核藻类的植物体通常称为原植体

(thallus)。真核藻类均属于非维管植物。

二、细胞结构

1. 细胞壁

除隐藻、裸藻和绝大多数金藻无细胞壁外,绝大多数藻类均具有细胞壁,但不同的藻类,其细胞壁的化学成分和结构则各有不同,见表9-2。

2. 细胞核和细胞器

真核藻类均具有真核,有核膜、核仁,DNA与组蛋白结合。细胞在分裂期染色质凝聚成染色体,分裂间期又解聚成染色质,但甲藻类在分裂间期染色体也不解聚消失,核膜在分裂期也不消失,表现为介于原核和真核之间的状态,常称之为中核或间核(mesokaryotic)。真核藻类均具有质体、线粒体、内质网、高尔基体、液泡等细胞器。

3. 光合器和光合色素

真核藻类均具有光合器(极少例外),通常统称为载色体(chromatophore)。真核藻类的光合器形态有多种,如盘状、杯状、带状、星状、板状、片状、网状、块状等。在每个细胞中的数目因种而异。

真核藻类的光合色素有三大类:叶绿素类,包括叶绿素a,b,c,d 4种;类胡萝卜素(carotenoid),包括5种胡萝卜素(carotene)和多种叶黄素(xanthophyll);藻胆素(phycobilin),也称藻胆蛋白(phycobiliprotein)。各门藻类均含叶绿素a和β-胡萝卜素,其他光合色素在各门中都有差异,这是藻类分门的最主要依据之一(表9-1)。在藻类中通常将含有叶绿素a和b,呈绿色的光合器称为叶绿体;把不含叶绿素b,而含叶绿素c或d,呈褐色、棕色、黄褐色或紫红色等颜色的光合器称为色素体(chromatoplast)。由于不同门类的藻类所含光合色素的种类和含量不同,它们的光合器的颜色也有差异(见表9-1),但这并不是绝对的,不仅在不同门类的藻类中有不少例外,即使在同一个门类的藻类中或同一个种的不同个体间也有变化,这可能与个体的特异性、生态环境以及生理状态等因素有关。

真核藻类光合器的亚显微结构

在电子显微镜下观察真核藻类的光合器结构时,可见它们都有双层光合器被膜;大多数藻类是由不同数目的类囊体形成类似基粒的束或带,仅绿藻和轮藻的类囊体形成简单的基粒,红藻则完全是单条类囊体散布在细胞质中;除绿藻、轮藻和红藻外,其他各门藻类在光合器被膜的外面还有1层或2层叶绿体内质网膜(图9-1)。在高等植物中,叶绿体中的类囊体均形成基粒,在叶绿体被膜的外面均无内质网膜(见第一章第一节)。

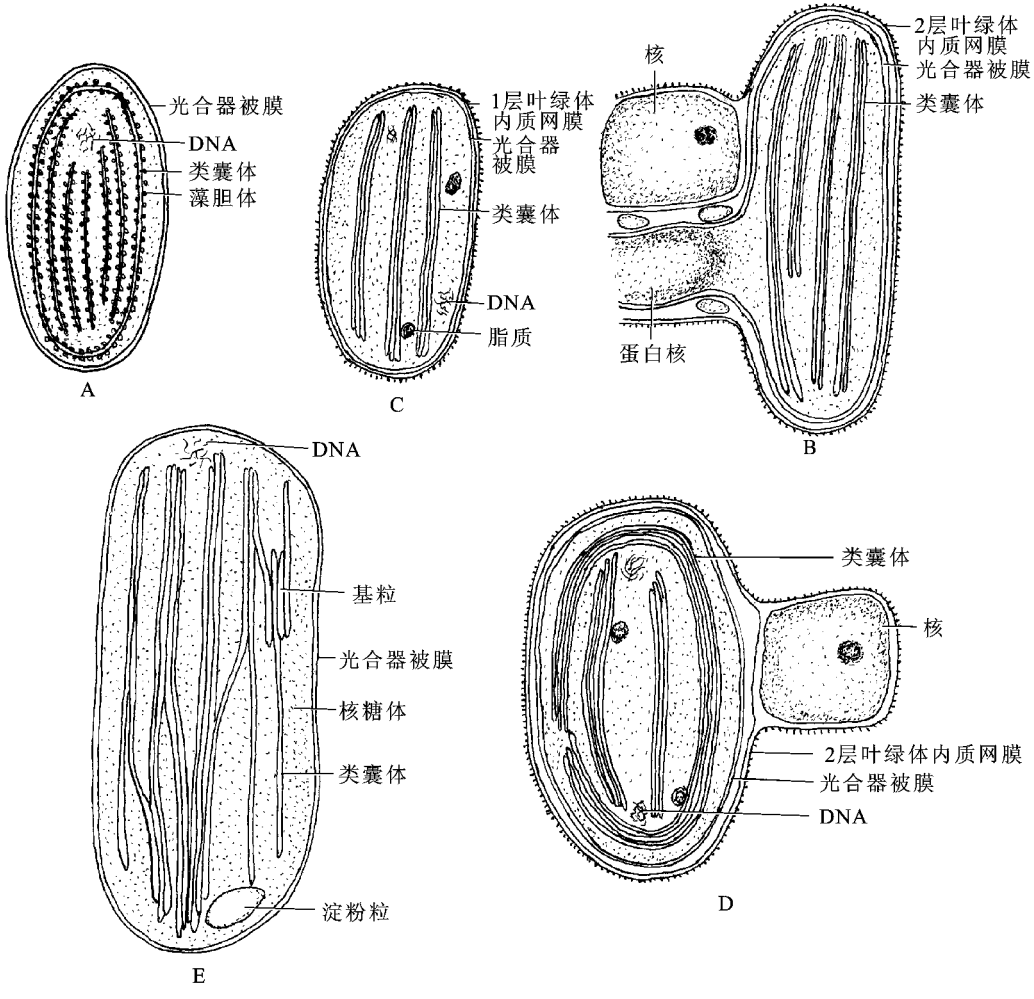


图 9－1　真核藻类的光合器结构(自 Lee R E,Phycology,1990**)**

A. **类囊体呈单条不形成束,不具叶绿体内质网膜(红藻门)**　B. **每** 2 **条类囊体形成一束,具** 2 **层叶绿体内质网膜(隐藻门)**　C. **每** 3 **条类囊体形成一束,具一层叶绿体内质网膜(甲藻门、裸藻门)**　D. **每** 3 **条类囊体形成一束,具** 2 **层叶绿体内质网膜(金藻门、硅藻门、黄藻门、褐藻门)**　E. 2 ~ 6 **条类囊体形成一束,或为简单基粒,无叶绿体内质网膜(绿藻门、轮藻门)**

参考文献

1. Lee R E. Phycology. Cambridge:Cambridge University Press,1980
2. Harold C Bold,Michael J Wynne. Introduction to the Algae. New Jersey:Prence-hall,Inc,1978

(周云龙　北京师范大学生命科学学院　教授)

三、生殖结构

真核藻类的生殖结构简单,绝大多数的无性和有性生殖结构均为单细胞,仅少

数种类(如褐藻中的水云等)为多细胞,通常称为多室孢子囊或多室配子囊。但真核藻类不具有由不育细胞构成的壁或其他结构,每个细胞均可产生生殖细胞(图9-2G),这是真核藻类和高等植物的主要区别之一。惟一的例外是轮藻门的性器官(藏精器和藏卵器),不仅为多细胞结构,而且还有多个不育细胞构成的壁和其他结构(图9-2 H,I 和图9-12)。

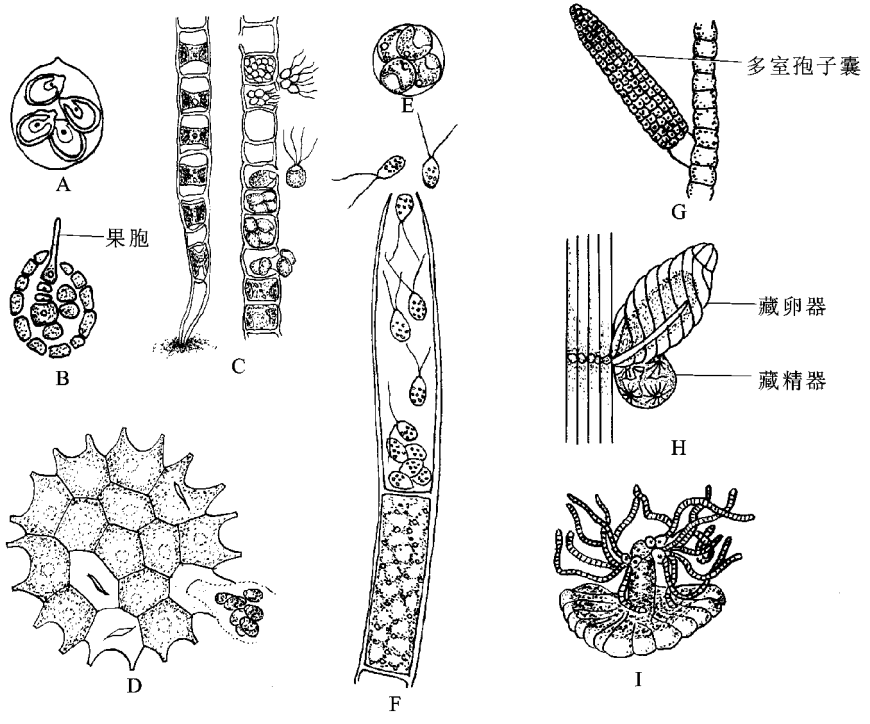


图9-2 真核藻类的生殖结构示例

A~F. 单细胞的生殖结构(A. 衣藻属,产生游动孢子 B. 多管藻,果胞内产1卵 C. 丝藻属,产生游动孢子或配子 D. 盘星藻属,产生游动孢子 E. 小球藻属,产生似亲孢子 F. 刚毛藻属,产生游动孢子) G. 水云属的多室孢子囊或多室配子囊 H. 轮藻的藏精器和藏卵器 I. 轮藻的藏精器的部分结构

四、鞭毛和眼点

鞭毛(flagellum)是真核藻类的运动器。除红藻门外,各门真核藻类的营养体或生殖细胞大多具有鞭毛。鞭毛的结构均为(9+2)型模式(图9-3)。根据鞭毛表面有无附属物,通常将其分为尾鞭型(wiplash type)和茸鞭型(tinsel type)两种主要类型,前者鞭毛表面光滑,后者表面有许多横生的纤细茸毛。此外,还有的鞭毛表面既有茸毛,又有小鳞片。不同门类的真核藻类其鞭毛的类型、数目和在细胞上的着生位置均不同,也是分门的主要依据之一(图9-4)。

眼点(eye-sport,stigma)是真核藻类游动细胞(或个体)的光的感受器,多为圆形或椭圆形,在质体内或在质体外的细胞质中,是由含有橘红色胡萝卜素的许多类嗜锇脂滴组成的。

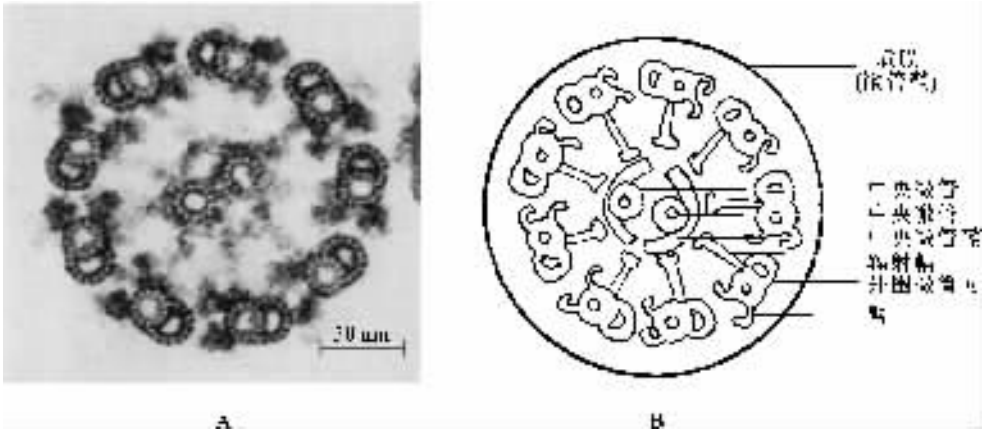


图 9-3　真核藻鞭毛 9 + 2 型结构模式横切面(衣藻属)

A. 电镜照片　B. 电镜照片结构图解

(自 Peter H. Raven et al,Biology of plants,P32)

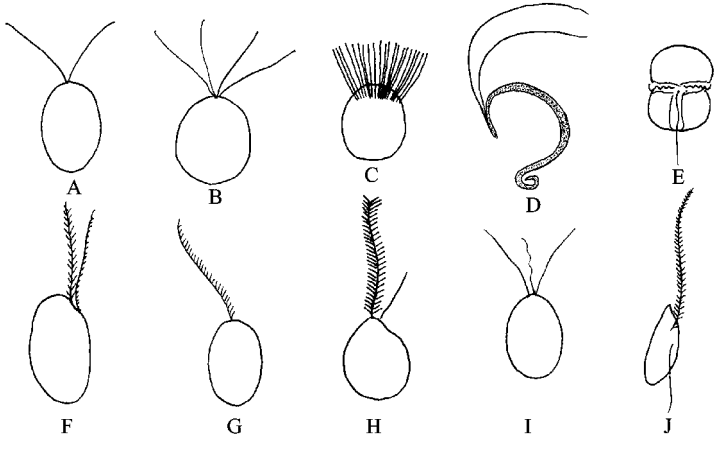


图 9-4　真核藻类鞭毛数目、鞭毛着生位置和类型举例

A ~ C. 绿藻门 2 条,4 条,等长,顶生,尾鞭型鞭毛或多条亚顶生　D. 轮藻门 精子具 2 条等长、亚顶生、尾鞭型鞭毛　E. 甲藻门 横沟中 1 条茸鞭型鞭毛,纵沟中 1 条尾鞭型鞭毛　F. 隐藻门 2 条鞭毛自口沟伸出,茸鞭型,但有 1 条仅具 1 列茸毛　G. 裸藻门 具 1 条仅有一侧茸毛的茸鞭型鞭毛　H. 金藻门、黄藻门 2 条顶生不等长鞭毛,1 条长的为茸鞭型,1 条短的尾鞭型　I. 金藻门 3 条鞭毛,中间 1 条为附着鞭毛　J. 褐藻门 游动孢子具 2 条侧生不等长鞭毛,长的茸鞭型,短的为尾鞭型

五、繁殖

真核藻类的繁殖方式有 3 种类型。

(一) 营养繁殖

以细胞分裂,或藻体断离,或以营养繁殖小枝、珠芽等进行繁殖的方式,称为营养繁殖(vegetative propagation)。

（二）无性生殖

产生各种类型的无性孢子，直接萌发产生新个体的繁殖方式，称为无性生殖（asexual reproduction）。真核藻类的无性孢子类型很多（图 9－2），如游动孢子（zoospore）、不动孢子（aplanospore）、似亲孢子（autospore）、四分孢子（tetraspore）、单孢子（monospore）、果孢子（carpospore）等。

（三）有性生殖

真核藻类普遍进行有性生殖（sexual reproduction）。根据有性生殖时相融合的两个配子的形态特征通常分为同配生殖（isogamy）、异配生殖（anisogamy）和卵式生殖（oogamy）3 种类型（见第五章）。至于各种藻类具体的有性生殖方式则多种多样，表现出丰富的多样性，而且真核藻类的合子或受精卵通常脱离母体，然后进行有丝分裂直接产生新藻体，或进行减数分裂，产生减数孢子再发育成新一代藻体。合子或受精卵均不发育成胚，所以真核藻类属于无胚植物。

六、真核藻类的生活史

生活史（life history），亦称生活周期（life cycle），指藻类从其生命活动的某一阶段开始（如孢子、合子等），经过一系列的生长、发育、分化、成熟和生殖等。直到重又出现其开始阶段的全过程。

由于绝大多数真核藻类都进行有性生殖，也就必然有减数分裂的发生，因此，可以根据减数分裂在生活史中发生的时期的不同，将具有有性生殖的真核藻类的生活史分为 3 种主要类型，即合子减数分裂、配子减数分裂、孢子减数分裂。只要理解了这 3 种减数分裂的含义，就很容易掌握藻类的生活史了。

至于不发生有性生殖的真核藻类的生活史那就很容易掌握了，其中有的是通过产生孢子进行无性生殖来完成生活史，有的是通过营养繁殖的方式完成生活史。

（一）合子减数分裂

合子萌发时进行减数分裂，称为合子减数分裂（zygotic meiosis）。这种类型的生活史具有核相交替（alternation of nuclear phases），即单倍体核相与二倍体核相相互交替的现象。这种类型的生活史中仅有 1 种单倍体的藻体，合子或受精卵是生活史中唯一的二倍体时期，其他时期均为单倍体（图 9－5A），如衣藻属（*Chlamydomonas*）（图 9－7）、团藻属（*Volvox*）（图 9－8）、水绵属（*Spirogyra*）（图 9－10）等许多种类。

（二）配子减数分裂

形成配子时进行减数分裂称为配子减数分裂（gamytic meiosis）。这种类型的生活史与合子减数分裂的类型一样具有核相交替，也仅有 1 种藻体，但为二倍体。配子是生活史中唯一的单倍体时期，其他时期均为二倍体（图 9－5 B），如绿藻门中的松藻属（*Codium*）、硅藻门（Bacillariophyta）（图 9－17）、褐藻门中的鹿角菜属（*Pelvetia*）和马尾藻属（*Sargassum*）（图 9－20）等。

（三）孢子减数分裂

在形成孢子时进行减数分裂称为孢子减数分裂（sporic meiosis），亦称居间减

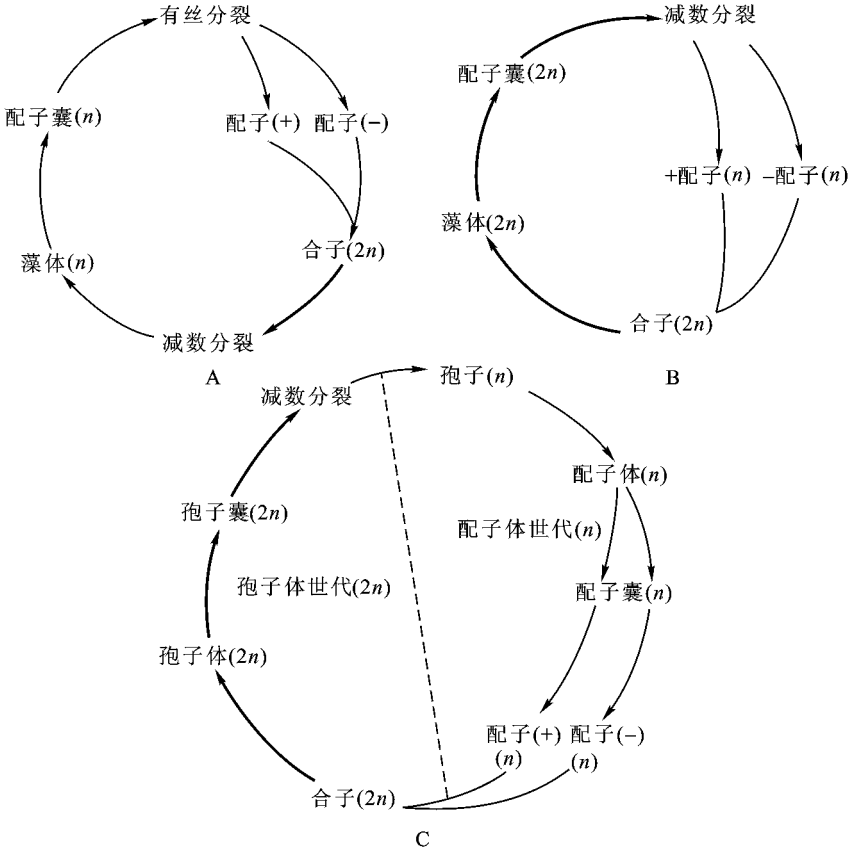


图 9−5　真核藻类生活史类型图解

A. **合子减数分裂**　B. **配子减数分裂**　C. **孢子减数分裂**

数分裂。这种类型的生活史均有二倍体的孢子体(sporophyte)**和单倍体的配子体**(gametophyte)**两种植物体,有的还有二倍体的果孢子体**(carposporophyte)**,共** 3 **种植物体。生活史中二倍体的孢子体世代和单倍体的配子体世代有规律地进行交替,即世代交替**(alternation of generation)**(图** 9−5 C)**。其中有的藻类孢子体和配子体外形相似,称同形世代交替**(isomorphic alternation of generation)**,如石莼属**(*Ulva*)**(图** 9−9)**等。有的配子体和孢子体在形态上不同,则称为异形世代交替**(heteromorphic alternation of generation)**。其中如果孢子体发达,又称为孢子体发达的异形世代交替,如海带**(*Laminaria japonica*)**(图** 9−19)**等 如果配子体发达,则称配子体发达的异形世代交替,如紫菜属**(*Porphyra*)**(图**9−21)**等。**

七、生境与分布

绝大多数真核藻类均生于水中,包括淡水、海水、咸淡水等各种水体,分布十分广泛。也有的生于潮湿的土表、岩面、树皮、墙壁等处。生于水中的又有浮游、附着、固着和底栖等各种类型。还有的种类可生于高山积雪上,也有的与真菌等生物共生。

第二节 真核藻类的主要门类及其分门的依据

真核藻类通常分为 10 个门，即隐藻门、甲藻门、金藻门、黄藻门、硅藻门、褐藻门、红藻门、裸藻门、绿藻门和轮藻门。

真核藻类的分门依据主要是藻体的形态结构，细胞壁的成分和结构，光合器的结构和光合色素的种类，贮藏的光合产物，鞭毛的类型、数目和着生位置，以及生殖方式和生活史等。各门真核藻类的主要特征比较见表 9－1 和表 9－2。

表 9－1 各门真核藻类的光合器结构和光合色素比较

门	光合器的通常颜色	叶绿素类				胡萝卜素类					叶黄素类	藻胆素
		a	b	c	d	α	β	γ	番茄红素	ε		
隐藻门 Cryptophyta	常黄绿色或黄褐色	+		+		+	+			+	硅甲藻素，甲藻黄素	+
甲藻门 Pyrrophyta	常金黄色或黄绿色或褐色	+		+			+				硅甲黄素、多甲藻素、甲藻黄素等	+(某些甲藻)
金藻门 Chrysophyta	常金褐色或黄褐色	+		+			+				墨角藻黄素、硅藻黄素、硅甲藻黄素等	
黄藻门 Xanthophyta	常黄褐色或黄绿色	+		+			+				硅甲藻素等	
硅藻门 Bacillariophyta	常黄褐色	+		+		+	+			+	墨角藻黄素、硅藻黄素、硅甲藻素等	
褐藻门 Phaeophyta	常褐色或褐绿色	+		+		+	+				墨角藻黄素，叶黄素等	
裸藻门 Euglenophyta	常绿色	+	+				+				虾青素，叶黄素等	
绿藻门 Chlorophyta	常绿色	+	+			+	+				虾青素，叶黄素，菜黄素等	
轮藻门 Charophyta	常绿色	+	+				+	+	+		？	
红藻门 Rhodophyta	常紫红色	+			+	+	+				蒲公英黄素，叶黄素等	+

表 9-2　各门真核藻类主要特征比较

门	藻体形态结构	细胞壁	鞭毛	贮藏的光合产物	生殖结构	分布和其他
隐藻门 Cryptophyta	单细胞，纵扁	无细胞壁	2 条，略等长或不等长，自腹侧前端口沟伸出	淀粉、油滴	单细胞（单室）	多为淡水产，个别种类为海产
甲藻门 Pyrrophyta	绝大多数为单细胞	由纤维素质的板片构成；大多具有 1 条纵沟和 1 条横沟	多为 2 条，横沟中 1 条，茸鞭型，纵沟中 1 条，尾鞭型	淀粉，油滴	同上	淡、海水中均常见，海产种类多。主要赤潮生物。细胞核为间核（中核）
金藻门 Chrysophyta	单细胞、群体或丝状体	多无细胞壁，有的在表质上具有硅质小鳞片、小刺或具囊壳	1 条、2 条或 3 条，顶生，不等长或等长	金藻昆布糖，油滴	同上	多为淡水产，海水中也常见
黄藻门 Xanthophyta	单细胞、群体、丝状体或多核管状体	单细胞和丝状体类型的细胞壁由 2 个“⌐”形节片套合而成，纤维素质	2 条，顶生，不等长，1 条长的向前，茸鞭型，1 条短的向后，尾鞭型	金藻昆布糖	同上	淡水产
硅藻门 Bacillariophyta	单细胞或各式群体	由硅质的上壳和下壳套合而成，壳面具有各式花纹	有些种类的精子或小孢子具有鞭毛，1 条或 2 条	油滴，金藻昆布糖	同上	淡、海水中均多，分布广
褐藻门 Phaeophyta	均为多细胞，丝状、叶状、管状等，有的有一定的组织分化	具有细胞壁，含纤维素和藻胶	许多种类的生殖细胞具有 2 条侧生不等长的鞭毛	褐藻淀粉，甘露醇	单细胞（单室），多细胞（多室）	绝大多数为海产
裸藻门 Euglenophyta	绝大多数为单细胞	无细胞壁，有的具有囊壳	多为 1 条或 2 条鞭毛，自前端胞口伸出	副淀粉（裸藻淀粉）	仅以细胞分裂进行繁殖	绝大多数为淡水产，极少数为海产
绿藻门 Chlorophyta	单细胞、群体、叶状体、丝状体等	具有纤维素的细胞壁	多为 2，4 条，顶生，等长，尾鞭型	淀粉	单细胞（单室）	多为淡水产，一部分为海产
轮藻门 Charophyta	藻体较大，有明显的节和节间	同上	精子具有 2 条等长鞭毛，尾鞭型	淀粉	多细胞，具有不育细胞，雄性器官叫藏精器，雌性器官称藏卵器	淡水产

续表

门	藻体形态结构	细胞壁	鞭毛	贮藏的光合产物	生殖结构	分布和其他
红藻门 Rhodophyta	极少数为单细胞,绝大多数为多细胞,丝状、叶状、枝状等	细胞壁由纤维素和藻胶构成	无	红藻淀粉	单细胞(单室)	多为海产

真核藻类中以绿藻门、硅藻门的种类最多,分布最广。褐藻门和红藻门大多为海产种类,经济价值大。绿藻门、轮藻门、褐藻门和红藻门在藻类的系统发育和进化中具有重要地位。本教材将对上述 5 个门的真核藻类作重点介绍,其他各门藻类的重要意义和特点,也将在适当的地方予以说明。

第三节 绿藻门(Chlorophyta)和轮藻门(Charophyta)

一、主要特征

绿藻门有 8 600 余种,分布广。在形态结构、生殖方式和生活史类型以及生境等方面具有丰富的多样性。在形态上有单细胞、群体、丝状体、叶状体、管状体等。细胞壁由纤维素构成。含叶绿素 a,b。多数种类的叶绿体中有一至多个蛋白核(pyrenoid),即淀粉核。贮藏物质主要为淀粉。一些种类的营养体和多数种类的孢子或配子多具有 2 条或 4 条顶生等长的鞭毛,少数为 1 条、8 条或多条,尾鞭型。

绿藻有 90% 左右的种类分布于淡水或潮湿土表、岩面或花盆壁等处,约 10% 的种类生于海水中,少数种类可生于高山积雪上,还有少部分种类与真菌共生形成地衣共生体。

轮藻门和绿藻门的基本特征相同,如叶绿体中含叶绿素 a,b,贮藏的光合产物主要为淀粉,精子具有 2 条近顶生等长的尾鞭型鞭毛等,所以过去曾将轮藻归入绿藻门中列为轮藻纲。但是,轮藻和绿藻又有如下明显的差异:

1. 藻体大型,株高通常 15 cm ~ 30 cm,有的甚至可达 3 m。在形态上有明显的主枝和侧枝,二者都有明显的节和节间的分化。在节处还有多个轮生的具节和节间的小枝(短枝)。节处常有若干很小的单轮或双轮托叶。

2. 轮藻和绿藻最大的不同是它的生殖器官为多细胞结构,而且有不育细胞形成的保护和支持结构。雄性器官为藏精器(antheridium)或精囊球(图 9-2H,I,图 9-12),雌性器官为藏卵器(oogonium)或卵囊球(见图 9-2,图 9-12)。

3. 轮藻的生殖方式均为卵式生殖,不产生孢子囊和无性孢子。生活史类型为合子减数分裂,仅具核相交替。

轮藻分布于淡水中，少数生于咸淡水中。

二、代表种类

（一）绿藻门的代表种类

绿藻约有 8 600 余种，分为绿藻纲（Chlorophyceae）和接合藻纲（Conjugatophyceae）两纲。常见主要代表种类如下。

1. 衣藻属（*Chlamydomonas*）

绿藻纲常见单细胞运动种类。细胞呈卵形或球形，有的细胞前端具有乳头状突起。细胞顶端有 2 条等长的鞭毛。细胞内多为 1 个大的杯状叶绿体（也有的为片状、星状、“ H ”形或网状等）。叶绿体基部有 1 个大的蛋白核，其表面常有淀粉鞘。叶绿体内近前方有 1 个橘红色的眼点，为衣藻的光的感受器。1 个细胞核，位于细胞质的中央。细胞前端近鞭毛基部有 2 个伸缩泡，其主要功能为排出体内废物。衣藻细胞形态结构见图 9－6。

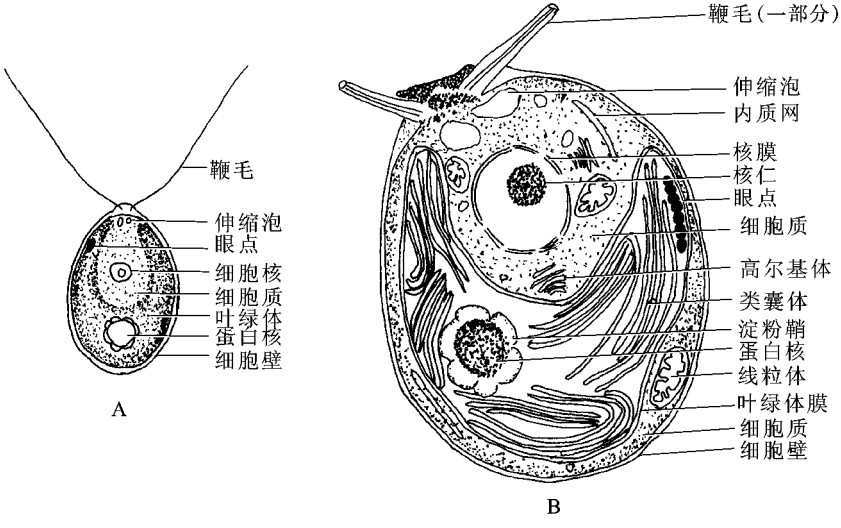


图 9－6　衣藻细胞的形态和结构

A. 光镜下的结构　B. 电镜下的亚显微结构

衣藻以无性和有性两种生殖方式进行繁殖。无性生殖时，鞭毛脱落或收缩，即成为孢子囊。细胞壁内的原生质体进行纵分裂和横分裂，形成 4，8 或 16 个子原生质体，每个子原生质体产生细胞壁，并产生 2 条鞭毛，这些子细胞即为游动孢子。待母细胞壁破裂后，游动孢子释放出来，各自发育成新个体。有性生殖时，首先细胞失去鞭毛，即成为配子囊，其内的原生质体进行分裂，产生具有 2 条鞭毛的（＋）、（－）配子（16，32 或 64 个）。从母细胞释放出来后，（＋）、（－）配子即进行融合（大多为同配生殖，有些为异配生殖，个别为卵配），形成二倍体的合子。合子

分泌产生厚壁，休眠后，经减数分裂，产生 4 个具有 2 条鞭毛的减数孢子。合子壁破裂后，每个减数孢子释放至水中，各形成 1 个新个体。其生活史类型为合子减数分裂，具有核相交替（alternation of nuclear phases）（图 9－7）。

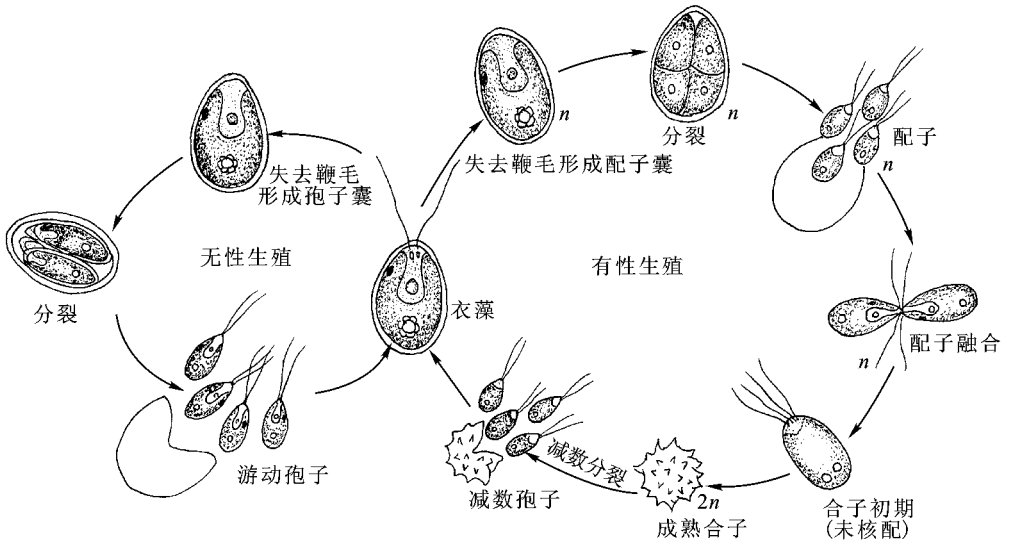


图 9－7 衣藻生殖和生活史

衣藻属约有 100 多种，多生于有机质丰富的淡水中，常可在小水坑中发现较纯群的衣藻。衣藻也是常见的形成水华的种类。

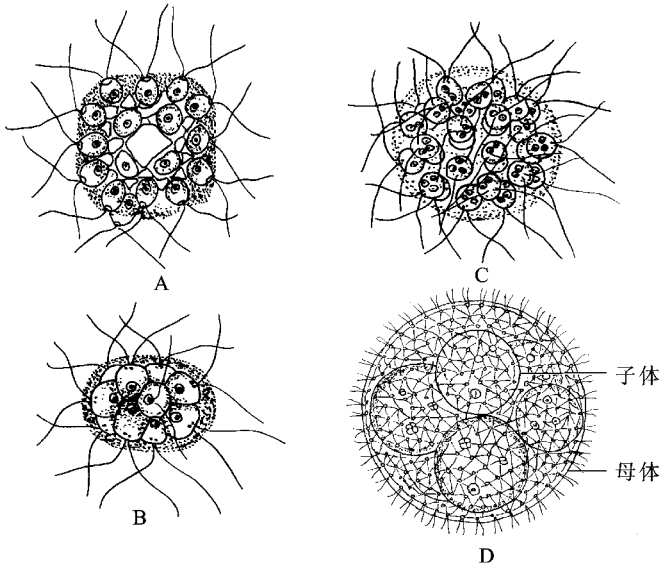


图 9－8 常见具鞭毛能游动的绿藻

A. 盘藻属 B. 实球藻属 C. 空球藻属 D. 团藻属

绿藻纲中常见可运动的群体种类有盘藻属(*Gonium*)、实球藻属(*Pandorina*)、空球藻属(*Eudorina*)和有营养细胞与生殖细胞分化的团藻属(*Volvox*)等(图9-8)。

衣藻与叶绿体基因工程研究

在现代分子生物学的研究中,真核绿藻类亦引起科学家们的高度重视,十几年来,已完成了十几种真核藻类叶绿体基因组全序列分析,在遗传转化和基因工程方面的研究也取得了一定进展,其中以单细胞的衣藻(*Chlamydomonas*)研究得最全面和最为突出。

衣藻作为基因工程的理想材料有如下特点:单细胞;含一个大的叶绿体,约占细胞体积的40%;易于操作,便于外源基因的转化;衣藻易于培养,而且可以使其细胞分裂达到同步化,这样可在短时间内获得大量的转基因后代和进行遗传分析;衣藻叶绿体基因组和大多数高等植物一样,也是2个单拷贝区域被含有rRNA基因的反向重复顺序被分隔开;衣藻基因组序列比较清楚,可以进行定点整合;衣藻的突变株多样,可针对不同的筛选方法来选用不同的宿主突变株等。特别是莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardi* Dang.)是目前惟一的染色体、叶绿体和线粒体3套基因组都能遗传转化的真核藻类,已成为真核藻类遗传转化的重要模式。

用于衣藻遗传转化的方法主要有基因枪法、玻璃珠研磨法、电击法等多种。1988年博因顿(Boynton)等人首次用基因枪法成功地将野生型 *atpB* 基因导入 atpB⁻ 的衣藻,恢复了受体细胞的光合作用能力。1991年金德尔(Kindle)等人将莱茵衣藻的无壁细胞、转化质粒和0.4~0.5 mm的玻璃珠混合一起,进行高速搅拌,成功地将外源基因稳定地转入到了衣藻叶绿体中。有人用UV激光束短时间照射衣藻细胞,也可导入外源DNA,而且不影响细胞存活。1991年有人用细菌编码的 *aadA* 转化衣藻叶绿体,该基因得到了表达,使衣藻对壮观霉素和链霉素具有抗性。中国农科学院叶绿体遗传转化实验室已将甲肝和丙肝病毒核心抗原的融合基因 VP^3P^1-CE1 转入衣藻叶绿体中,对于用转基因植物生产可食化疫苗和药物蛋白的探索有重要意义。总之,衣藻作为叶绿体基因工程的理想模式材料具有广阔的前途和应用前景。甚至有人将衣藻喻为叶绿体基因工程研究的果蝇。

在绿藻中,除衣藻外,椭圆小球藻(*Chlorella ellipsoidea*)则是另一个单细胞藻类的成功转化系统。1991年Jarivs等用PEG法成功地将荧光素酶基因导入椭圆小球藻的原生质体中得到了瞬间表达。我国的陈颖则把兔防御素 *NP-1* 转到椭圆小珠藻,并能表达2~3个月。

参考文献

1. 黄冲,吴乃虎. 叶绿体分子生物学研究进展. 生物工程进展,1990,10:24~29
2. 陈曦,沈桂芳. 衣藻叶绿体遗传转化的研究. 生物技术通报,1998,6:7~12
3. 陈颖,李文彬,孙勇如. 藻类基因工程的研究技术及方法. 植物学通报,1999,16(4):321~331
4. Boynton J E. Chtoroplast transformation in *Chlamydomonas* with high relocity projectiles. Science, 1998,240:1534~1537
5. Kindle K L. Engineering the chloroplast genome:techniques and capabilities for chloroplast

fransformation in *Chlamydomonas reinhardtii*. Proc Natl Acad Dci USA,1991,88:1721~1725

（周云龙 北京师范大学生命科学学院 教授）

2. **石莼属（*Ulva*）**

属于绿藻纲。藻体呈叶片状，很薄，仅由两层细胞构成。椭圆形、阔披针形等。藻体基部具有小盘状固着器，借以将藻体固着于岩石、砂粒等基质上。多年生。石莼属的藻体虽然外观上类似，但在生理和遗传学上则分为孢子体（$2n$）和配子体（n）两种植物体。孢子体的细胞（除基部和固着器外）均可形成孢子囊，其内的细胞核进行减数分裂，产生多个单倍体的具有 4 条鞭毛的衣藻状的游动孢子。从母体释放出来后，这些游动孢子各自萌发产生 1 个单倍体的配子体。配子体和孢子体外形上没有区别，成熟时，它的每个细胞（基部和固着器除外）均可形成 1 个配子囊，其内的原生质体经有丝分裂，产生多个具有 2 条鞭毛的衣藻状的游动配子（多为同型配子）。（+）、（-）配子结合后形成合子，2~3 天后即可萌发产生孢子体（$2n$）。其生活史为孢子减数分裂，具有世代交替。从合子到孢子体至孢子母细胞减数分裂前的阶段为孢子体世代（sporophyte generation）或无性世代（asexual generation）（$2n$）。从减数分裂后产生的游动孢子开始，到配子体的产生、成熟和产生配子，这一阶段称为配子体世代（gametophyte generation）或有性世代（sexual generation）（n）。这两个世代有规律地相互交替的现象即为世代交替。由于其孢子体和配子体在形态上类似，故称为同形世代交替。石莼属的生活史图解见图9-9。

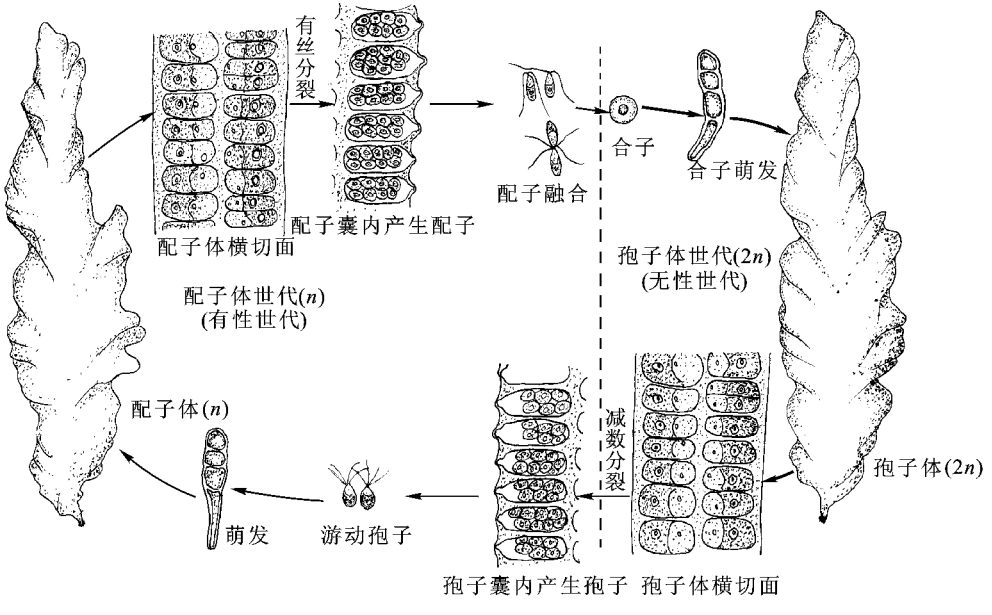


图 9-9 石莼生活史

石莼属是一类食用海藻。大多生于高、中潮间带的岩石上。常见种类有石莼（*Ulva lactuca* L.）、孔石莼（*U. peritusa* Kjellm.）等。

3. **水绵属**　（*Spirogyra*）

绿藻门接合藻纲中常见丝状绿藻。细胞呈圆筒状，彼此相连成无分枝的丝状体。每个细胞内有 1 个中央位的细胞核，核周围的细胞质以辐射状的原生质丝与细胞周围的细胞质相连。具有 1 个大液泡。叶绿体长带状，呈螺旋状弯绕，一至多条，其上有多个蛋白核（图 9－10A）。

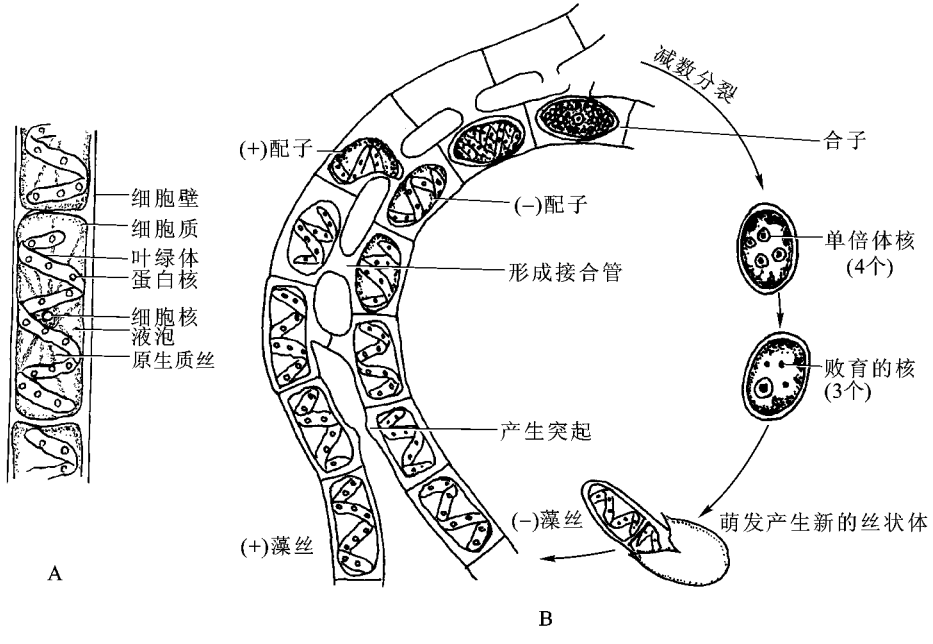


图 9－10　水绵属的细胞结构和生活史

A. 细胞结构　　B. 生殖和生活史

水绵属的生殖方式为接合生殖，最常见的是进行梯形接合（scalariform conjugation）。多发生于春季或秋季。生殖时，藻丝平行靠近，其相对细胞的一侧细胞壁各发生 1 个突起，突起继续伸长，两相对突起顶端接触时，其端壁融解，形成 1 个连通的接合管（conjugation tube），相对的 2 个细胞即各为 1 个配子囊，其内的原生质体浓缩，各形成 1 个配子，然后由其中 1 条藻丝细胞中产生的配子，以变形虫式的运动通过接合管，移至相对藻丝的细胞中与其内的配子融合，形成合子（$2n$）。水绵的接合生殖有个现象值得注意，即相接合的两条藻丝，其中 1 条藻丝的所有配子均流入另一条藻丝中，接合后，1 条藻丝的细胞均变空，另 1 条藻丝中每个细胞都有 1 个合子。这种现象说明水绵有性的分化，流出配子的藻丝可视为雄性，其配子为（+）配子，形成合子的 1 条藻丝可视为雌性，其内产生（－）配子。同样，如果有 3 条或 3 条以上的水绵藻丝在一起进行接合生殖，其每条藻丝仍表现为雄性或雌性，所产生的配子要么流入另外的藻丝，要么接受其他藻丝流入的配子形成合子

（见彩色插图Ⅰ）。上述水绵的接合生殖之所以称为梯形接合，是因为在两条藻丝间产生许多横向的接合管，外观上看像梯子而得名。

水绵的合子形成后，产生厚壁，休眠，藻丝腐烂。条件适宜时萌发，进行减数分裂，形成4个单倍体核，其中3个退化，仅1个核继续发育，并产生新的水绵丝状体。

水绵的生活史为合子减数分裂，具有核相交替（图9－10 B）。

水绵属约有450种，中国有187种。水绵生于各种淡水池塘，河边或水沟中，沉入水底，或漂浮于水面。用手触摸，颇感黏滑。水绵接合生殖时颜色由鲜绿色变为黄绿色，并漂于水面。

此外，水绵还可进行侧面接合生殖和直接侧面接合生殖。

其他常见接合藻纲的藻类有新月藻属（*Closterium*）、双星藻属（*Zygnema*）、鼓藻属（*Cosmarium*）、角星鼓藻属（*Staurastrum*）、转板藻属（*Mougeotia*）等（图9－11）。

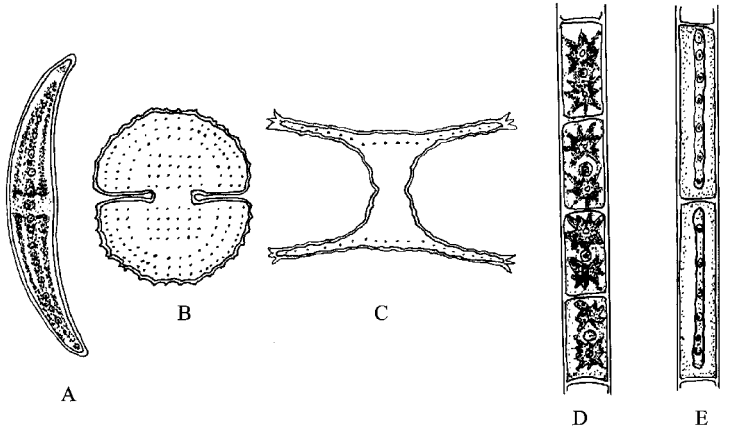


图9－11 常见接合藻类

A. 新月藻属 B. 鼓藻藻属 C. 角星鼓藻属 D. 双星藻属 E. 转板藻属

（二）轮藻门的代表种类

轮藻约有400种，中国有152种和39个变种，其中有69种是在我国发现的新种。轮藻门仅有轮藻纲1纲，下分1目、1科、6属，其中最常见，分布最广的代表种类为轮藻属（*Chara*）。

轮藻属的基本特征与轮藻门相同。中国约有57种。藻体有主枝、侧枝和轮生的小枝，基部有单列细胞组成的假根将藻体固着于水底的泥中（图9－12A）。节间为一个长达数厘米至10余厘米的长圆柱形的中央细胞，绝大多数种类在中央细胞的外面还有许多较小的长形细胞围绕，称为皮层（9－12B）。节部则主要由多个小形细胞组成。雌雄同体或异体。雌雄同体的，藏精器和藏卵器均生于轮生小枝的同一个节上，而且藏精器生在节的下方，藏卵器生于节的上方（图9－12B）。藏精器橘红色，圆球形，最外面由8个三角形的盾片细胞（shield cell）组成，每个盾片细胞的内面中央向内产生一个圆柱形的盾柄细胞（stalk cell，manubrium），其顶端又

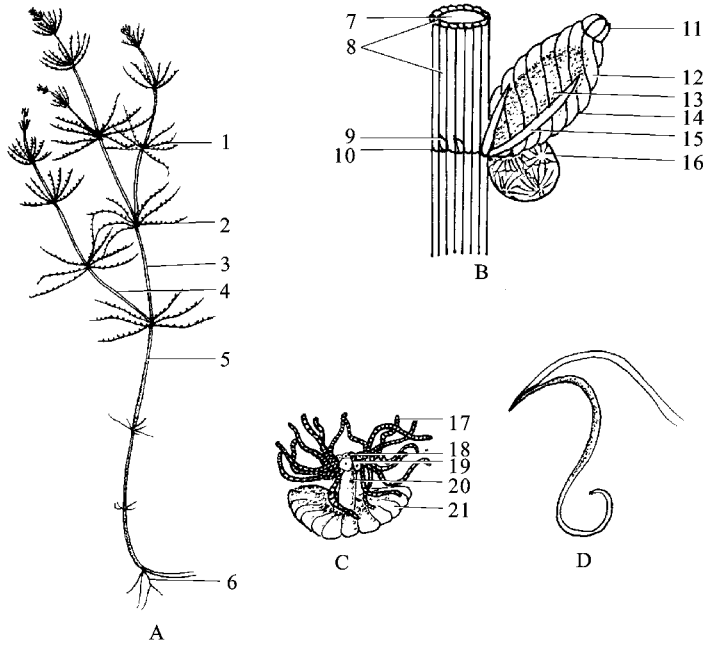


图 9－12　轮藻属

A. 藻体外形　B. 一段小枝和生殖器官　C. 藏精器的一个盾片细胞及其内部的结构　D. 一个精子放大
1. 轮生小枝　2. 节　3. 节间　4. 侧枝　5. 主枝　6. 假枝　7. 节间中央细胞横切面　8. 皮层
9. 托叶　10. 节　11. 冠　12. 管状细胞　13. 卵细胞　14. 藏卵器　15. 苞片　16. 藏精器
17. 精囊丝　18. 次级头细胞　19. 头细胞　20. 盾柄细胞　21. 盾片细胞

产生 1 ~2 个圆球形的初级头细胞(primary capitulum cell),每个初级头细胞又可生出二级、三级甚至四级头细胞。由末级头细胞上产生由多个细胞组成的丝状的精囊丝(antheridial filament)。精囊丝的每个细胞中产生一个长形弯曲的精子,其顶端稍偏一侧有 2 条等长的尾鞭型鞭毛(图 9－12C,D)。藏卵器多为卵形或椭圆形,它的外面由 5 个螺旋状管细胞(tube cell)组成壁壳,内有一个大的卵细胞。在每个螺旋状管细胞的上端各有 1 个小的冠细胞(coronular cell),共 5 个冠细胞排列为一层形成冠(coronula)(图 9－12B)。成熟时,冠细胞彼此裂开,精子从缝隙中进入,与其中的卵细胞融合,形成合子。合子分泌形成厚壁。经过休眠后,合子萌发,在萌发时进行减数分裂,产生 4 个单倍体子核,其中 3 个子核后来败育,仅有 1 个子核发育形成假根原始体和原丝体原始体。以后二者分别发育形成无色假根和绿色的有节和节间分化的初生原丝体。最后,再进一步发育形成新的藻体。其生活史类型为合子减数分裂,具有核相交替。

轮藻分布广泛,淡水、微咸水中都常见,稻田、沼泽、池塘和湖泊的水底中常有大片生长。轮藻的藻体大,可作绿肥。据报道,在轮藻生长的水体中没有蚊子的幼虫子孓,可能是轮藻的分泌物有杀灭子孓的作用。轮藻常用于植物细胞学和植物生理学的实验研究材料。它的细胞质流动明显,也是观察细胞质流动的好材料。

在我国南方分布较广的还有丽藻属(*Nitella*)。它们和轮藻属的最主要区别是丽藻的节间细胞外都没有皮层 小枝 1 次或多次分叉 冠细胞有 10 个,排列为 2 层

等。

第四节 硅 藻 门
(Bacillariophyta)

一、主要特征

硅藻是淡水和海水中浮游植物的主要构成者之一。硅藻为单细胞,或彼此相连成各式群体。硅藻的最突出特点是其细胞结构和繁殖方式。

硅藻的细胞壁是由两个套合的硅质半片组成,套在外面稍大的半片称为上壳(epitheca),套在里面稍小的半片称为下壳(hypotheca)。上、下壳的正面称壳面(valve),细胞的侧面称为带面或环带面(girdle)(图 9-13)。上、下壳相套合的部分称连接带。硅藻细胞的壳面形状与带面的形状不同,带面绝大多数种类为长方形,壳面的形状则多种多样,有圆形、纺锤形、线形、"S"形等。硅藻细胞壁的另一明显特征是壳面具有辐射状或两侧对称排列的各种花纹。许多种类的壳面还有 1 条窄细的壳缝(raphe)。横切面观,壳缝呈"<"形(图 9-14)。凡有壳缝的种类都可以在水中运动。有些具有壳缝的种类在细胞壳面的两端有胞壁增厚形成的折光性强的极节,在细胞中央有 1 个中央节,如羽纹硅藻属(*Pinnularia*)等。

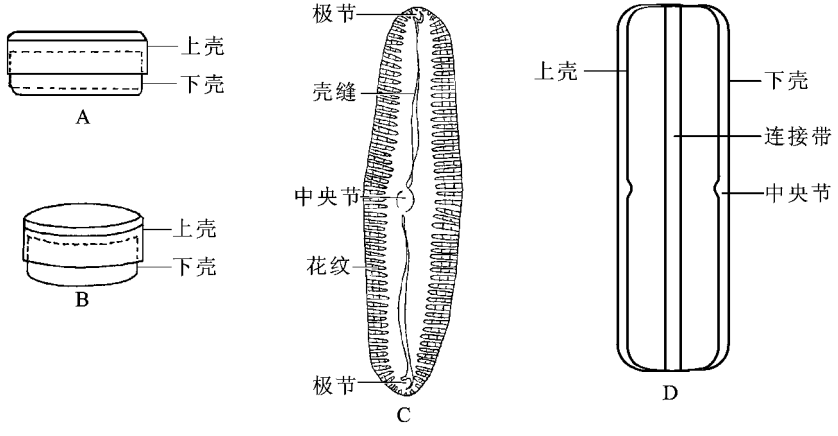


图 9-13 硅藻细胞结构示意图

A,B. 硅藻细胞上壳、下壳示意图 C. 羽纹硅藻属细胞壳面观 D. 羽纹硅藻属细胞带面观

硅藻含有叶绿素 a 和 c,还含有较多的墨角藻黄素(fucoxanthin)、硅藻黄素(diatoxanthin)等褐色素。色素体多呈黄褐色,颗粒状、板状或块状。

每个细胞中含有 1 个细胞核。

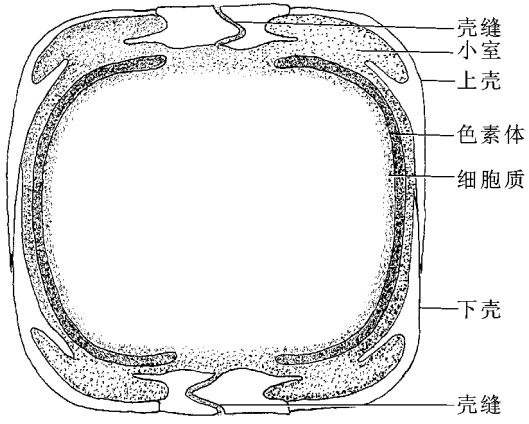


图 9－14　大羽纹藻(*Pinularia major*)细胞横切面(未通过核处)
(自 Hustedt)

贮藏的光合产物为油滴和金藻昆布糖(chrysolaminaran)。

营养细胞不具有鞭毛,但有些种类的精子具有 1 条或 2 条鞭毛。鞭毛的结构为 9 +0 型,无中央轴丝。

硅藻的繁殖方式主要是细胞分裂。其分裂方式很特殊,母细胞的上壳和下壳均形成新产生的 2 个子细胞的上壳,而子细胞的下壳则由各自所分泌形成。这样,2 个子细胞中有 1 个与母细胞同大,另 1 个以母细胞的下壳为上壳的子细胞则稍小于母细胞。如此不断分裂下去,仅有一小部分子细胞与母细胞的体积同大,而多数子细胞则程度不同的逐渐缩小(图 9－15)。这种缩小分裂的趋势是不利于其种系的延续和发展的。当细胞分裂缩小到一定程度时,即可通过有性生殖产生复大孢子(auxospore),将细胞的体积恢复到该种细胞的正常大小。

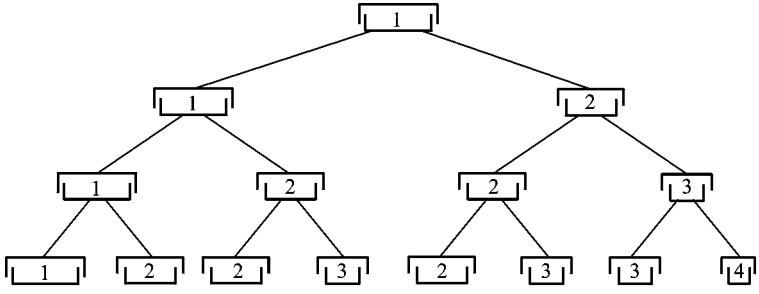


图 9－15　硅藻细胞分裂,示子细胞体积的变化
1. 表示子细胞与母细胞同大　2～4. 表示不同缩小的子代细胞

硅藻有性生殖和复大孢子形成的过程各种各样。披针桥弯藻[*Cymbela lanceolata*(Ehr.) V. H.]可作为一个很好的例子(图 9－16)。

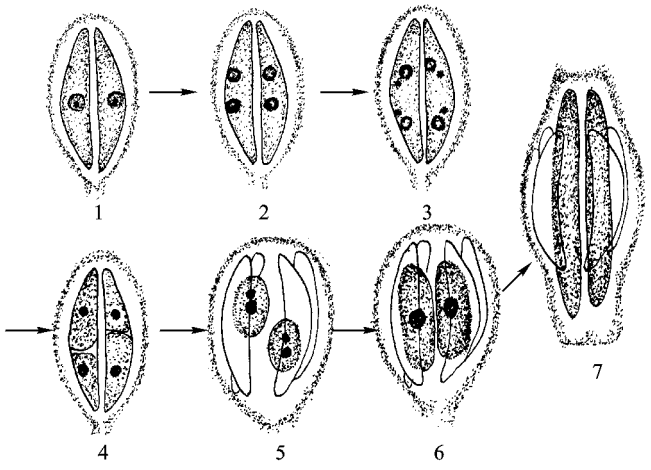


图 9-16 披针桥弯藻有性生殖和复大孢子的形成(自 Smith G M)

1. 相融合的 2 个细胞靠在一起,并分泌胶质将细胞包围,每个细胞有一个 2 倍体的核 2,3. 减数分裂,每个细胞中仅有 2 个单倍体核发育,各有 2 个核退化 4. 每个细胞各形成 2 个不等大小的配子 5,6. 每个细胞中的小配子与相对细胞中的大配子融合,形成 2 个合子 7. 合子引长增大成复大孢子,弃去旧细胞壁,以后各自产生新细胞壁,细胞恢复到该种的正常大小

二、常见代表种类

硅藻约有 11 000 种。分为中心硅藻纲(Centricae)和羽纹硅藻纲(Pennatae)两个纲。两纲的最大区别是壳面花纹排列的方式。中心硅藻纲的花纹呈辐射状或

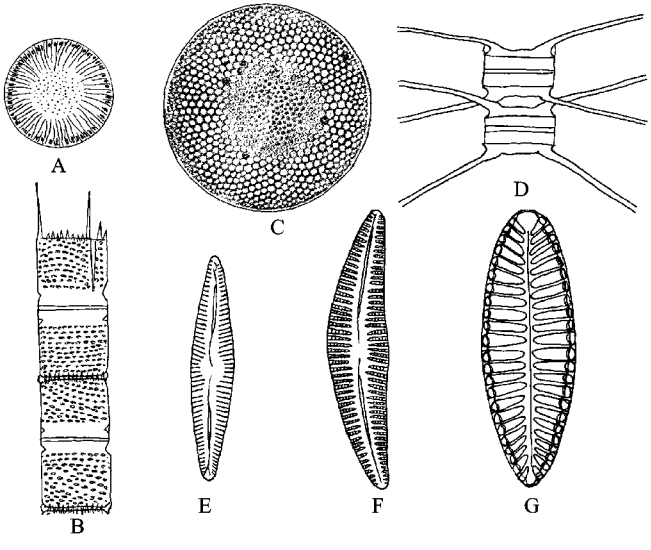


图 9-17 硅藻门常见代表

A ~ D. 中心硅藻纲(A. 小环藻属 B. 直链藻属 C. 圆筛藻属 D. 角刺藻属)
E ~ G. 羽纹硅藻纲(E. 舟形藻属 F. 桥弯藻属 G. 双菱藻属)

同心圆式排列;羽纹硅藻纲的花纹排列在壳面两侧,通常呈两侧对称。前者的色素体数目多,多为颗粒状,后者色素体多为板状或块状,数目少。前者无壳缝,后者多数种类具有壳缝,少数无壳缝。

中心硅藻纲的常见代表有直链藻属(*Melosira*)、圆筛藻属(*Coscinodiscus*)、小环藻属(*Cyclotella*)、角刺藻属(*Chaetoceros*)等;羽纹硅藻纲的常见代表如脆杆藻属(*Fragillaria*)、舟形藻属(*Navicula*)、羽纹藻属(*Pinnularia*)、桥弯藻属(*Cymbella*)、菱形藻属(*Nitzschia*)、双菱藻属(*Surirella*)等(图 9－17)。

第五节 褐 藻 门
(Phaeophyta)

一、主要特征

褐藻是一群多细胞真核藻类植物。在形态上有丝状体、叶状体、管状体、囊状体等,有的在外观上有类似"茎叶"的分化。藻体的大小差异很大,最小的高约 1 ~ 2 cm,大型的如海带(*Laminaria japonica* Aresch.)长可达 4 ~ 5 m,而且藻体明显的分为"叶片"、柄部和固着器三部分,最大的如巨藻[*Macrocystis pyrifera* (L.) Ag.]长可达数十米,最长的达 100 m 以上。进化水平高的褐藻体内已有明显的组织分化,如海带等的带片和柄部已分化为表皮层、皮层和髓部,特别是其髓部中的喇叭丝在形态和功能上有些类似筛管(见海带)。褐藻的营养体均不具有鞭毛。

褐藻的细胞具有纤维素和藻胶组成的细胞壁。色素体多为小盘状,也有的为带状等。含叶绿素 a,c,还含有较多量的墨角藻黄素,色素体多呈褐色。贮藏的光合产物主要为褐藻淀粉(laminarin)、甘露醇(mannitol)等。

褐藻的繁殖方式也分为营养繁殖、无性生殖和有性生殖 3 种类型。无性生殖时有的在单室孢子囊(unilocular sporangium)中经减数分裂产生具有两条侧生鞭毛的梨形游动孢子,或在单室孢子囊中产生不动的四分孢子;有的在多室孢子囊(plurilocular sporangium)中经有丝分裂产生中性的游动孢子,这种孢子为 $2n$,直接萌发产生孢子体。有些种类在同一个孢子体上同时具有单室和多室两种孢子囊,可产生两种游动孢子,如水云属(*Ectocarpus*)等。褐藻的有性生殖结构有单室配子囊(unilocular gametangium)和多室配子囊(plurilocular gametangium)之分。配子都是单倍体。有些种类的生殖结构为精子囊和卵囊,均为单细胞结构。配子和精子也具有两条侧生鞭毛。

褐藻的生活史大多为孢子减数分裂,具有世代交替(同形世代交替,异形世代交替均有)。还有 1 个目的褐藻为配子减数分裂,仅具有核相交替,如鹿角菜(*Pelvetia silequosa* Tseng et C. F. Chang)、马尾藻属(*Sargassum*)等。

褐藻几乎全为海产,极少数淡水产,中国仅发现两种淡水种类。多数褐藻为冷

温性海藻，多分布在寒带和南、北极海中，一部分生于热带海中。我国沿海从北至南均有分布。多数种类固着在基质上生长，少数漂浮，有的附生在其他藻体上。垂直分布多生于低潮带和潮下带，少部分种类生于中、高潮间带的石沼中。

二、常见重要代表种类

褐藻约有 1 500 种。通常分为 3 个纲，即等世代纲（Isogeneratae）、不等世代纲（Heterogeneratae）和无孢子纲（Cyclosporae）。也有提出不分纲，直接分为 13 个目的分类系统。

褐藻的经济价值大，经济海藻多。现重点以海带为代表，介绍其形态、结构、生殖和生活史。

海带（*Laminaria japonica* Aresch.）

属于海带目。海带有孢子体和配子体两种植物体，一为大型、褐色的孢子体，长 2 ~ 4 m，由带片、柄和固着器三部分构成（图 9－18A）。固着器是由多次二叉状分枝的假根所形成。柄长 5 ~ 6 cm，扁圆柱形。叶片宽 20 ~ 40 cm，可达 50 cm。带片和柄部均分化为表皮层、皮层和髓 3 部分（图 9－18B）。髓部由喇叭状的藻丝组成，有运输营养物质的功能（图 9－18C）。

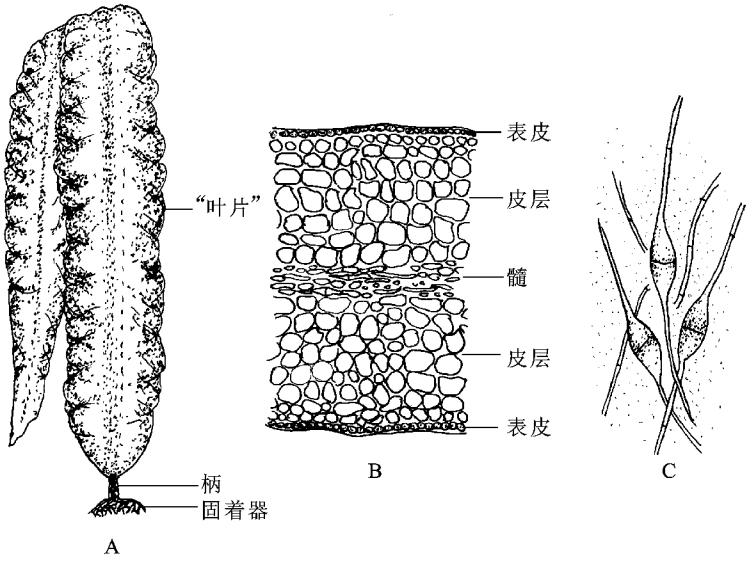


图 9－18 海带孢子体的形态结构

A. 藻体外形 B.“叶片”横切面 C. 几个喇叭丝放大

生殖时，在带片两面均可产生很多棒状的单室孢子囊，均与带片表面垂直排列，外观上呈大片深褐色的斑块。在孢子囊之间夹生有许多细长的侧丝（paraphysis）。侧丝顶端膨大，内含许多金褐色的色素体。在侧丝顶端上面有透明的胶质

冠。孢子囊中的二倍体核经过减数分裂和数次有丝分裂，最后产生多个单倍体的具有 2 条侧生不等长鞭毛的梨形游动孢子，1 条鞭毛向前，较长，茸鞭型，1 条向后，较短，为尾鞭型。游动孢子释放出来后，不久即分别萌发产生雌、雄配子体。

海带的配子体均微小，单性。雄配子体是由几个到十几个较小细胞组成的丝状或不规则体，每个细胞均可形成 1 个精子囊，内产 1 个具有 2 条侧生不等长鞭毛的精子。雌配子体通常仅由 1 个较大细胞构成，内产 1 卵，也可由几个较大细胞组成，端部细胞形成卵囊，内产 1 卵。卵排出后，附于卵囊顶端。受精后形成受精卵，不经休眠即进行分裂，形成幼小孢子体，以后不断地长大，发育成大型新一代孢子体。

海带生活史为孢子体占优势的异形世代交替，孢子减数分裂（图 9－19）。

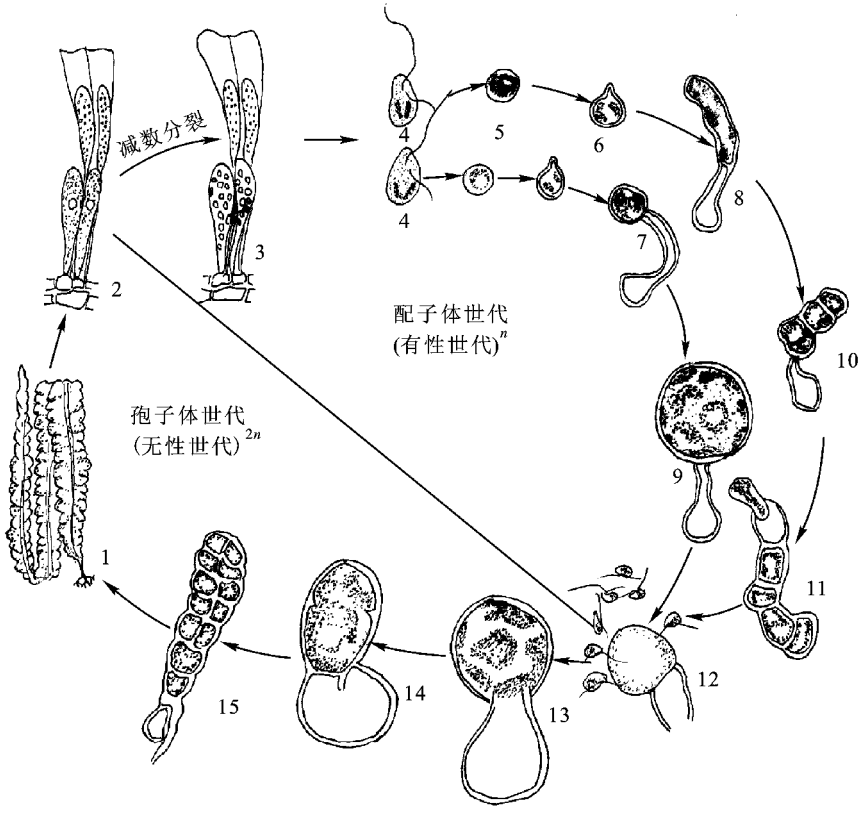


图 9－19　海带生活史（自曾呈奎、吴超元、任国忠）

1. 孢子体　2. 带片横切面一部分示孢子母细胞　3. 减数分裂产生游动孢子　4. 游动孢子　5. 游动孢子变圆　6. 游动孢子萌发　7. 雌配子体幼期　8. 雄配子体幼期　9. 成熟雌配子体　10. 成熟雄配子体　11. 雄配子体释放精子　12. 附于卵囊孔上的卵和许多精子　13. 合子　14. 合子开始分裂　15. 幼孢子体

海带为冷温性海藻，广布于俄罗斯的堪察加南岸、萨哈林岛和日本海沿岸，以及日本和朝鲜的一些海区。中国的辽东和山东半岛自然生长的海带是从原产区传过来的。现在中国沿海从北到南都可大规模地人工养殖海带，而且产量居世界首位。海带是著名食用海藻，还有药用价值，也是制取褐藻酸盐、碘和甘露醇等的重

要原料。

其他著名褐藻还有裙带菜[*Undaria pinnatifida*(Harv.) Suringar]、巨藻、鹿角菜和马尾藻属等(图9-20)。

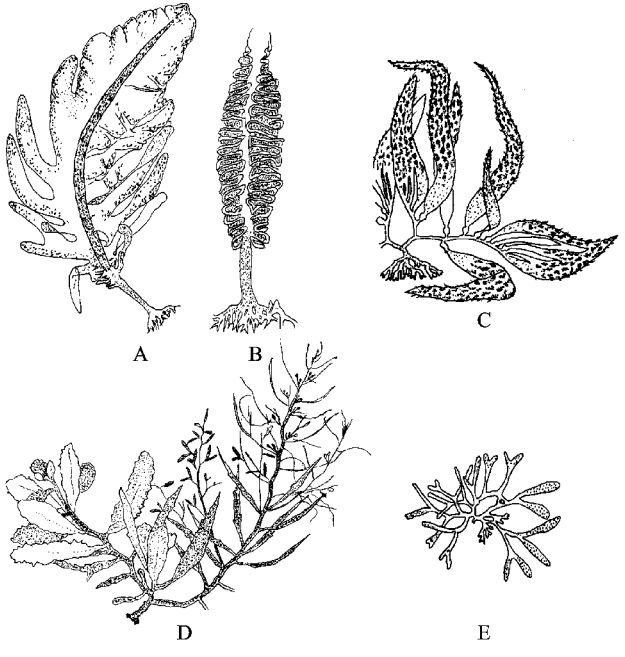


图9-20 几种常见褐藻

A. 裙带菜 B. 裙带菜柄部两侧具皱褶,孢子囊在其表面产生
C. 巨藻一部分藻体 D. 马尾藻属 E. 鹿角菜

第六节 红 藻 门
(Rhodophyta)

一、主要特征

红藻门的植物除极少数种类为单细胞类型外,绝大多数均为多细胞体。在形态上有丝状、叶状、壳状、枝状等多种类型。多数红藻藻体较小,也有一些较大,如有些紫菜长可达数米。藻体内部有些种类具有1条中央位的中轴(藻)丝(单轴型),及其向各方生出侧生分枝形成的'皮层"。有些种类的藻体中央具有由许多条中轴丝(多轴型)组成的髓部,及由其生出的'皮层"。红藻的藻体均不具有鞭毛。

红藻的细胞具有纤维素和藻胶(主要为琼胶和卡拉胶、海萝胶等)组成的细胞壁。色素体中的类囊体呈单条排列,含叶绿素a,d,以及水溶性的藻胆素。色素体

多呈紫红色。

红藻的贮藏物质为红藻淀粉(floridean starch),通常以小颗粒形式存在于细胞质中,还有些种类为红藻糖(floridoside)。

红藻的繁殖方式有营养繁殖、无性生殖和有性生殖。红藻的无性生殖产生的孢子主要有单孢子、果孢子、四分孢子、壳孢子等。有性生殖为卵式生殖。配子体上产生的雄性生殖结构为单细胞的精子囊,内产不具有鞭毛的不动精子(spermatium)。雌性生殖结构为单细胞的长颈烧瓶状的果胞(carpogonium),内含 1 卵。果胞上部细长的部分称为受精丝(trichogyne)。低等红藻中,受精卵有丝分裂产生果孢子($2n$),果孢子萌发产生孢子体;高等红藻中,受精卵的核转移到邻近的支持细胞中,并与其周围的细胞共同形成二倍体的果孢子体(carposporophyte),又称囊果(cystocarp),寄生于配子体上,成熟时,从果孢子体上产生许多产孢丝,并形成果孢子囊,囊内产果孢子($2n$)。

红藻门的生活史多为孢子减数分裂,具有世代交替,但有的为配子体和孢子体两种植物体的世代交替,大多数为配子体、果孢子体和(四分)孢子体的 3 种植物体的世代交替。

大多数红藻生于海水中,淡水产的约有 50 余种。海产种类大多在潮下带和深达数十米至百米以上的海底,这和红藻含有藻红素有关,藻红素可有效地利用透进深海中的蓝色光。但也有的种类生于高、中潮间带的石沼中或高潮带的岩石上。由于红藻的藻体和生殖细胞均不具有鞭毛,光合器中的类囊体呈单条排列,含有藻胆素等。人们通常认为红藻与原核的蓝藻在系统发育上可能有联系,一些学者认为两者可能在叶绿素 a + d 的一条进化路线上。

二、常见重要代表种类

红藻约有 4 000 余种,通常分为红毛菜纲(Bangiophyceae)和红藻纲(Rhodophyceae)两纲。红藻分布广,种类多,而且经济种类多。重点介绍下面两个代表种类:

(一) 紫菜属(*Porphyra*)

属于红毛菜纲。约有数十种。其生活史中有两种类型的植物体:一为极薄的叶状体,即配子体;一为丝状的孢子体。叶状体多为紫红色,卵形、圆形、肾脏形、披针形等。多为 1 层细胞厚,也有的为 2 层细胞厚。每个细胞具有 1 个星形色素体,并有 1 个蛋白核。藻体基部有一个小盘状固着器。通常以甘紫菜为例介绍紫菜的生殖和生活史过程。

甘紫菜(*P. tenera* Kjellm.)

雌雄同株。一般高约 20 ~ 30 cm。藻体仅由 1 层细胞组成。叶状体的营养细胞可变圆,形成单孢子囊,内产 1 个单孢子,释放出来后,可萌发产生 1 个新的紫菜个体。有性生殖时一些营养细胞经过分裂产生 64 个精子囊,规则地排列成 4 层,每层 16 个,每个精子囊中仅产生 1 个不动精子(spermatium);另一些营养细胞转

化为果胞，其细胞的一端或两端产生突起，称原始受精丝。不动精子释放出来后，随水漂至果胞处，从原始受精丝进入果胞，与果胞内的卵结合形成合子。不经休眠，合子进行有丝分裂，产生 8 个果孢子（$2n$），并规则地排列成 2 层，每层 4 个。

果孢子释放出来后，漂至软体动物的贝壳或其他石灰质基质处，萌发并进入贝壳内发育成丝状体（$2n$），称为壳斑藻（*Conchocelis*），即为孢子体。藻丝初期细长，称丝状藻丝，后期一些藻丝变粗变短，细胞长短相近，称做膨大藻丝。每个细胞即为 1 个壳孢子囊（conchosporangium），经减数分裂产生出单倍体的无鞭毛的壳孢子（conchospore），释放出来后，萌发产生新一代的甘紫菜叶状体。但是，如果当时海水温度较高，壳孢子只能萌发产生直径仅几毫米的小型紫菜。

上述情况表明，甘紫菜的生活史中具有两种植物体，一为叶状的配子体（n），一为丝状的孢子体壳斑藻（$2n$）。具有世代交替，为配子体发达的异形世代交替（图9－21）。

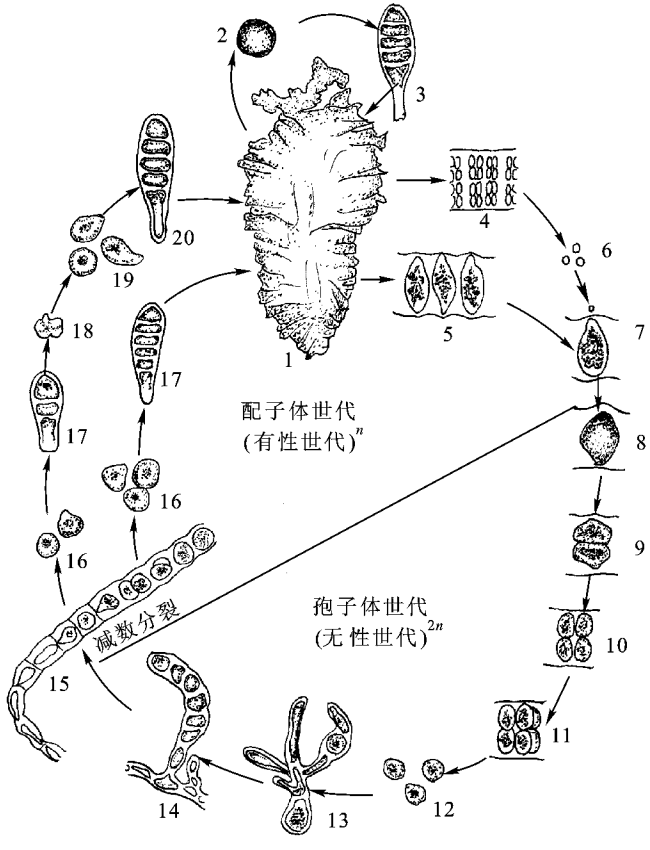


图 9－21 甘紫菜生活史（自曾呈奎、张德瑞）

1. 叶状体（配子体） 2. 单孢子 3. 单孢子萌发 4. 精子囊 5. 果胞 6. 不动精子 7. 不动精子漂至果胞原始受精丝处 8. 合子 9～11. 合子有丝分裂产生果孢子 12. 释放出来的果孢子 13，14. 丝状体（壳斑藻）（孢子体）（13. 丝状藻丝 14. 膨大藻丝） 15. 经减数分裂产生壳孢子 16. 壳孢子 17. 壳孢子萌发 18. 小紫菜 19. 单孢子 20. 单孢子萌发

紫菜生活史和个体发育中光合特性及两种藻胆体的研究

直到 1949 年英国藻类学家特鲁(Drew)才以充足的证据证实了 1892 年由巴达斯(Btters)定名为壳斑藻(*Conchoselis rosea*)的丝状红藻就是紫菜生活史中的一个阶段,即由叶状体上产生的果孢子钻入软体动物贝壳中形成的丝状藻体。20 世纪 50 年代中国的海藻学家曾呈奎、张德瑞等教授全面系统地研究了甘紫菜的生活史,并在紫菜的全人工养殖生产实践上作出了贡献。20 世纪 60 年代以来,包括中国的曾呈奎教授在内的许多学者又进一步研究了紫菜生活史中减数分裂发生的时期。大多数结果是不在受精果胞(合子)产生果孢子时发生减数分裂,而是发生在丝状体(壳斑藻)产生壳孢子时发生减数分裂。这样,也就证明了“ 壳斑藻 ”为孢子体($2n$),叶状体为配子体,二者均为光合自养,其生活史具有异形世代交替。

1993 年以来,中科院植物所和中科院海洋所的学者对条斑紫菜(*Porphyra yezoensis* Ueda.)等的配子体和孢子体进行了光合特性和藻胆体的研究,获得了以下重要结果:

1. 用 Hansatech 氧电极测定了它们的光合放氧活性。结果发现叶状的配子体是孢子体早期丝状藻丝的 5. 1 倍,是后期膨大藻丝的 3. 9 倍 ;光系统Ⅰ的活性是丝状藻丝的 1. 4 倍,膨大藻丝的 1. 07 倍 ;光系统Ⅱ活性是早期丝状藻丝的 6. 25 倍,膨大藻丝的 2. 86 倍。

2. 可变荧光测定结果表明,从丝状藻丝到膨大藻丝,再发育到叶状体,原初光能转化效率(Fr/Fm)逐步降低,酶促暗反应活性则逐步增强。

3. 低温荧光发射光谱表明,早期丝状藻丝处于低荧光状态,PSⅠ荧光较强,光能在两个光系统之间的分配趋向于 PSⅡ ;膨大藻丝和叶状体处于高荧光状态,PSⅠ荧光较强,光能在两个光系统之间的分配趋向于 PSⅠ。

4. 光合色素分析表明,从孢子体(丝状体)向配子体发育时,叶绿素 a 和藻蓝蛋白含量逐步降低,藻红蛋白逐渐增加,并在膨大藻丝阶段最多。

5. 孢子体和配子体中的藻胆体不同,这是该项研究最重要的新发现。他们分别分离出二者的藻胆体,经测定发现孢子体和配子体中的藻胆体在相对分子质量、藻胆蛋白含量上不同,亚显微结构也不同。在功能上也有差异。从叶状体得到一个藻胆体带,呈红色,相对分子质量较大 ;从丝状藻丝得到一个呈紫色的藻胆体带,相对分子质量较小 ;从膨大藻丝得到了上述两种藻胆体带。用差速离心法又分离到两种类囊体。在一定条件下进行同源重组和交叉重组,结果发现孢子体的藻胆体吸收的光引起了 PSⅡ的荧光发射,配子体的藻胆体吸收的光则引起 PSⅠ的荧光发射。

用有或无 SDS 聚丙烯酰胺凝胶电泳对两种藻胆体及类囊体膜的蛋白和多肽组分分析发现,在藻胆蛋白、连接蛋白、叶绿素 a 蛋白复合体,以及它们的多肽上都不同。

上述研究结果对研究紫菜个体发育中不同世代的生理和分子生物学具有重要意义,也对研究其他生物的不同世代的生理变化具有重要启发。在国际国内引起了很大重视。

参考文献

1. 周云龙. 紫菜生活史简介. 植物学通报,1985,3(2) :57 ~ 59

2. 曾呈奎,孙爱淑. 紫菜属(*Dorphyra*)的细胞学研究——丝状体阶段的核分裂. 科学通

报,1987(9):707~710

3. 彭国宏,施定基,潘洁,陈建新,曾呈奎. 条斑紫菜两种藻胆体分类囊体膜外重组的光谱分析. 科学通报,1998,43(10):1061~1065

4. Shi D J, Peng G H et al. Possible occurrence and charact of two types of phycobilisomes during ontogenesis of red alga *Porphyra yezoensis*. In: Mathis, ed. Phytosynthesis: from light to biosphere. Nethrlands: Kluwer Academic Publishers, 1995, 5: 383~386

(施定基 中国科学院植物研究所 研究员)

(二) 江蓠[*Gracilaria verrucosa*(Huds.) Paperfuss]

属红藻纲。藻体紫褐色,有时略带绿色或黄色。直立,丛生,高 10~50 cm,有的甚至可达 1 m。藻体的主干和分枝均为细圆柱形,藻体基部有一盘状固着器。藻体中央为髓部,由大形薄壁细胞组成,外围为 2~5 层由逐渐变小的细胞组成的皮层,最外层细胞含色素体。

江蓠生活史中有 3 种植物体产生,即孢子体、配子体和果孢子体(carposporophyte)。孢子体和配子体形态上类似,均可独立生活,生活史类型为同形世代交

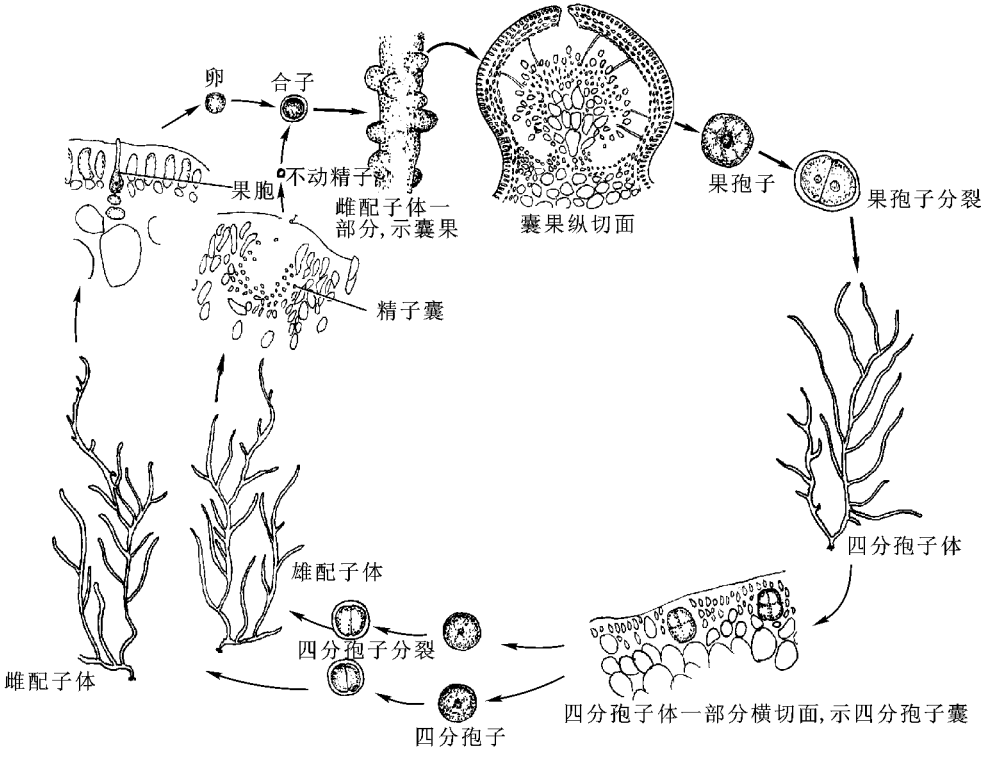


图 9-22 江蓠生活史

替。果孢子体寄生在雌配子体上，亦为二倍体。其生殖和生活史过程如下：

孢子体（亦称四分孢子体）在皮层细胞中产生许多四分孢子囊（tetrasporangium），经减数分裂产生呈十字形排列的四分孢子（tetraspore）。四分孢子散出后分别萌发产生在形态上和孢子体一样的雌、雄配子体。雄配子体在精子窠内的许多精子囊中产生微小的不动精子。雌配子体的皮层中产生具有细长受精丝的果胞。果胞中有 1 卵。不动精子从受精丝进入，与果胞中的卵融合形成合子。合子核分裂，并和其附近的支持细胞及不育细胞融合，形成一个大的融合胞。再从融合胞生出许多产孢丝，丝端形成果孢子囊（carposporangium），果孢子囊中产生果孢子（carpospore）（$2n$）。上述由合子发育形成的融合胞、产孢丝等结构即为果孢子体，亦称囊果。江蓠的果孢子体外面具有囊果被。其果孢子体为球形或半球形，突出雌配子体的体表，较大而明显，顶端具有 1 个囊孔，果孢子由此孔散出，继而萌发产生新一代的孢子体。江蓠的生殖生活史过程见图 9－22。

江蓠是一种重要经济海藻，可食用，也是提取琼胶的优质原料。中国沿海均有分布。现在已可人工养殖。

其他常见或经济价值较大的红藻有石花菜（*Gelidium amansii* Lamx.）、海萝［*Gloiopeltis furcata*（P. et R.）J. Ag.］、蜈蚣藻（*Grateloupia filicina* C. Ag.）、角叉菜（*Chondrus ocellatus* Holm.）、鹧鸪菜［*Caloglossa leprieurii*（Mont.）J. Ag.］、多管藻属（*Polysiphonia*）、滑枝藻属（*Tsengia*）等（图 9－23）。

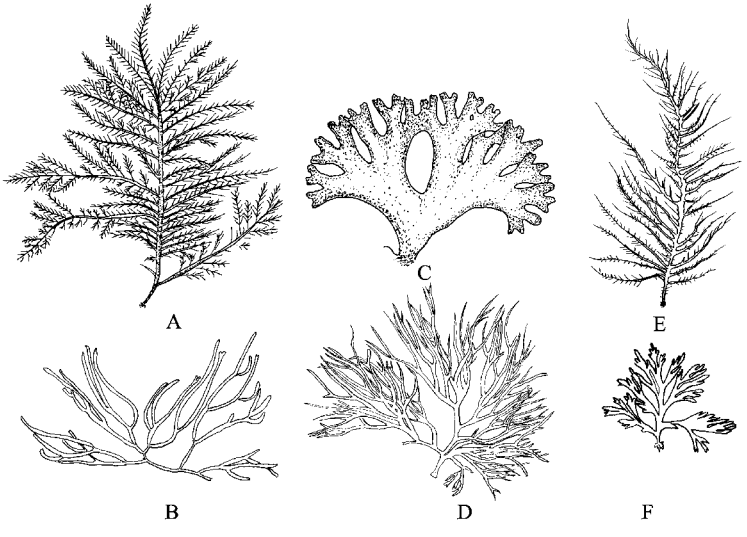


图 9－23　常见和经济红藻示例

A. 石花菜　B. 海萝　C. 角叉菜　D. 滑枝藻属　E. 蜈蚣藻　F. 鹧鸪菜

第七节 真核藻类在水生生态系统中的地位及其经济价值

一、真核藻类是水生生态系统中的初级生产者

淡水和海水自然生态系统中有各种生物和非生物。在生物中有生产者、消费者和分解者。一方面真核藻类是继原核藻类之后出现的种类更多，分布更广的水生光合自养生物，是水体中主要的初级生产者。它们将 CO_2 和水合成为有机物，供自身生长发育所需要。它们又是浮游动物和某些贝类、虾类和鱼类直接或间接的饵料。它们是水生生态系统中食物链金字塔的基础（图 9－24）。同时真核藻类光合过程中放出的 O_2，又为其他一切需氧生物呼吸所必需。另一方面，真核藻类在生长代谢过程中，还吸收水体中的 N，P 等各种元素，它们在维持水体中的物质循环方面亦具有极其重要的作用。由此看出，真核藻类（包括原核藻类）在淡、海水生态系统中具有极其重要的地位和作用，甚至可以在一定意义上说，没有真核藻类和原核藻类，水生生态系统将不能维持，其他一切生物将不能生存。

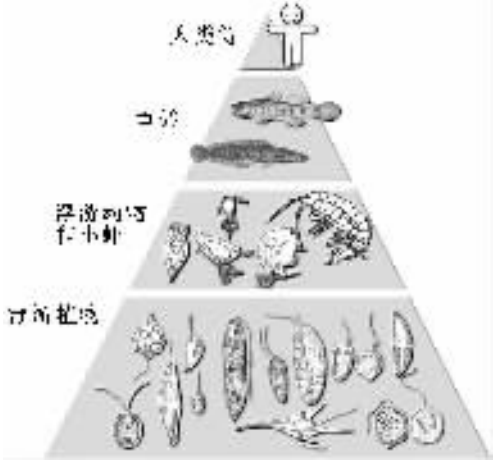


图 9－24 水生生物食物链金字塔示意图

二、赤潮与水华

赤潮（red tide）是海水受到污染，使海水富营养化，在一定条件下浮游生物大量增殖，引起海水发生颜色变化的现象。赤潮的颜色有红褐色、黄褐色等多种，这和赤潮生物的种类有关。形成赤潮的生物近 300 种，包括原核藻类、真核藻类，还有少数原生动物、桡足类和红色细菌等，但其中最主要的还是真核藻类。如中国沿海的赤潮生物约 40 种，而大多数为甲藻类和硅藻类，前者约 19 种，后者约 18 种，尤其是甲藻

门中的夜光藻(*Noctiluca scintillans*)、裸甲藻属(*Gymnodinium*)、膝沟藻属(*Gonyaulax*)、真叉状角藻(*Ceratium furca*)、多甲藻属(*Peridinium*)和硅藻门中的骨条藻(*Skeletonema costatum*)、双突角刺藻(*Chaetoceros didymus*)等多常见(图 9－25)。赤潮的危害主要是造成水体严重缺氧和阻塞鱼鳃。一些甲藻类还产生水溶性的剧毒藻毒素等,造成水质进一步恶化,引起水体中的动物大量死亡。1997～1999 年 3 年间我国共记录到大规模赤潮 45 起,共造成直接经济损失 20 亿元。1998 年 3 月在香港海区发生的赤潮,造成 30 多万 kg 鱼死亡的严重损失。近年全球和中国沿海赤潮发生的次数和水域面积越来越大,中国渤海湾在 1998 年 8 月中至 11 月底发生约 5 000 多 km^2 的大面积赤潮,造成沿海水产业直接经济损失 5 亿多元,仅在莱州湾造成的经济损失即达 1 亿多元。近几年来,我国赤潮发生的频率加大,发生的时间有所提前,时间的跨度加长,赤潮的面积也在扩大。2000 年我国共记录赤潮 28 起,累计面积达 7 800 多 km^2。2001 年我国记录赤潮 77 起,累计面积达 15 000 多 km^2。2002 年我国发现赤潮 79 起,累计面积 10 000 多 km^2。造成赤潮次数增多的主要原因就是海水受到营养盐和有机污染的逐年加重。防治赤潮的发生,从根本上来说就是保护海洋环境不受到污染,如不尽早采取有力措施,其后果将不堪设想。

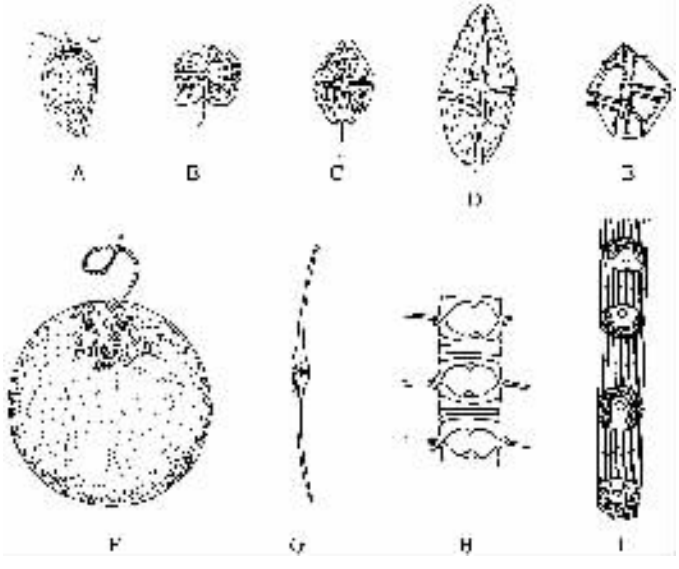


图 9－25　常见赤潮生物示例

A～G. 甲藻类[A. 海洋原甲藻(*Prorocentrum micans*)　B. 短裸甲藻(*Gymnodinium breve*)　C. 光亮裸甲藻(*G. splendens*)　D. 蓝裸甲藻(*G. coeruleum*)　E. 多边膝沟藻(*Gonyaulax polyedra*)　F. 夜光藻(*Noctiluca scintillans*)　G. 梭角藻(*Ceratium fursus*)]　H,I. 硅藻类[*H.* 双突角刺藻(*Chaetoceros didymus*)　I. 骨条藻(*Skeletonema costatum*)]

水华,亦称水花(water bloom),和赤潮的情况类似,主要是一些受到污染的淡水水体,在一定条件下某些藻类(包括原核藻类和真核藻类)大量增殖,并漂浮在水面形成一层有异味和有颜色的藻体浮沫。淡水中形成水华的藻类多见于原核的蓝藻(见第八章),也有一些真核藻类形成水华,如裸藻、硅藻和绿藻门中的一些种类等。水华的危害同赤潮类似。淡水中有的藻类可产生剧毒,如金藻门的小定鞭

金藻(*Prymnesium parvum*)等,严重时可使鱼池中大部或全部鱼类被毒死。

三、水质监测和水质净化

绝大多数藻类生活于水中。不同的藻类对水质的要求不一样。有些种类仅能生活在贫养和中养的清洁水体中,如金藻门的鱼鳞藻属(*Mallomonas*)、锥囊藻属(*Dinobryon*)和硅藻门中的绒毛平板藻(*Tabellaria flocculosa*)等(图9-26)。也

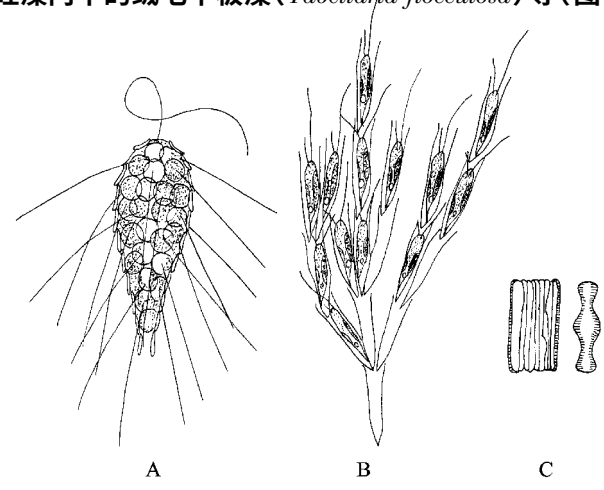


图9-26 贫养中养水体的指示藻类示例

A. 鱼鳞藻属 B. 锥囊藻属 C. 绒毛平板藻

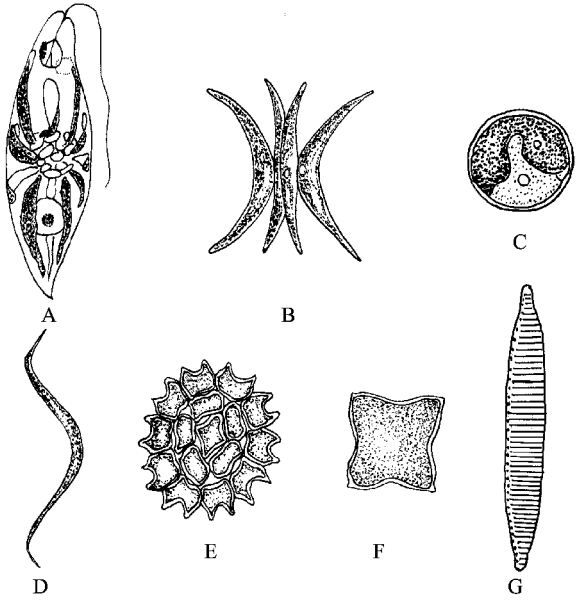


图9-27 富营养化水体常见真核藻类示例

A. 裸藻属 B. 栅藻属 C. 小球藻属 D. 纤维藻属 E. 盘星藻属 F. 四角藻属 G. 菱形藻属

有一些种类喜生活于有机质丰富的富营养化水体中，如裸藻类，绿藻中的衣藻、栅藻属（*Scenedesmus*）、小球藻属（*Chlorella*）、纤维藻属（*Ankistrodesmus*）、盘星藻属（*Pediastrum*）等，硅藻中的颗粒直链藻（*Melosira granulata*）、菱形藻属（*Nitzschia*）等（图 9－27）。此外，如果水体受到某些重金属或化学物质污染，绝大多数藻类均不能生存，仅有极少数种类对某些重金属或化学物质抗性强的藻类可以生长。根据上述几种情况，我们通过采集、鉴别和统计分析后就可以评价某个水体的水质状况，以用于水质的生物监测。同样，也可以利用一些藻类对某些重金属或 N，P 等有较强的吸收能力以及光合过程放出 O_2 的特性，大量利用这些藻类的吸收富集作用治理水体的污染，以达到净化水质的目的，如已经利用衣藻、小球藻和栅藻在氧化塘中进行污水生物处理等。

四、真核藻类的经济价值

（一）食用

许多真核藻类可食用，如海带、紫菜、石花菜、裙带菜、江蓠、礁膜等大中型海藻。还有一些蛋白质含量高的微小的单细胞藻类，如小球藻等也是很有开发前途的蛋白食品。

（二）药用

一些真核藻类不仅可食用，同时还有一定药用价值，如海带等。从小球藻、红藻中的 *Rhodomela larix* 和褐藻中的 *Ascophyllum halidrys* 等藻类可提取抗菌素，它们对革兰氏阳性和阴性菌均有良好的抑制作用。杜氏藻（*Dunaliella salina*）可提取 β－胡萝卜素，对肿瘤有很强的抑制转化作用。鹧鸪菜可用以驱蛔虫等。刺松藻可用于清热解毒，消肿利尿和驱虫。

（三）工业原料

一些褐藻可提取藻酸盐，如海带、巨藻、昆布等。藻酸盐广泛用于医药工业中的乳化剂、安定剂、镇静剂、药片填充剂，制备牙齿印膜、止血、代用血浆等，也广泛用于制作果子冻、调味剂、糖果业，以及用于制造化妆品、洗剂液、洗发剂等。一些红藻可用于提取琼胶，如石花菜、江蓠等。琼胶广泛用于生物培养基的制备，也用于食品工业，可作饮料和啤酒的澄清剂等。一些红藻可用于提制角叉藻聚糖，该物质广泛用于食品工业、医药工业，如可用作制面包、糖果、果子冻，可作乳化剂，还可用于油漆、制皮革、造纸、印刷和纺织工业等。

硅藻土的用途很多，它是由大量的硅藻细胞壁沉积形成，广泛用作过滤剂、填加剂、绝缘剂、磨光剂，而且在水泥、造纸、印刷、牙科印膜等方面均有重要用途。

一些褐藻又是提制碘的原料，如海带、巨藻等。碘在工业、医药等方面有重要用途。

此外，还有些藻类可作饲料，如石莼属、浒苔和一些褐藻、红藻等。还有一些藻类可作绿肥等。

在科研上一些真核藻类也是研究光合作用、细胞培养、基因工程、个体发育和

系统进化的好材料。20 世纪 90 年代以来真核藻类的分子生物学研究发展很快，并取得了许多研究成果。

总之，许多微藻和大型海藻经济价值大，与人类的关系密切，具有广阔的开发前景（见窗口）。

微藻和大型海藻的开发及应用

一、微藻

微藻（microalgae）一般是限指有应用价值，而且可以用生物技术进行大量培养或规模化生产，在显微镜下才能看到的微小藻类。应用价值包括实用、药用，或可产生有重要价值的次生代谢产物，或作饵料，或可以用作研究分子遗传学的好材料等。20 世纪 50 年代对蛋白质含量高的小球藻已可以进行大规模的培养和利用。目前世界上已经进行大量培养或规模化生产的微藻大约有 10 余属，20 余种，它们分属于蓝藻、绿藻、金藻、硅藻和红藻 5 个门，其中除 6 种为原核藻类外（如螺旋藻、集胞藻、鱼腥藻等，见原核藻类一章），其余均为真核藻类。如绿藻门中用以生产胡萝卜素的杜氏藻（*Dunaliella*）。生产蛋白质和保健食品的小球藻（*Chlorella*）、生产虾青素的红球藻（*Haematococcus*）和用以进行分子遗传学研究材料的衣藻（*Chlamydomonas*）等，金藻门中用来生产饵料的等边金藻（*Isochrysis*），硅藻门中用来生产饵料的角刺藻（Chaetoceros）、褐枝藻（*Phaeodactylum*）等，红藻门用来生产胞外多糖和天然色素的紫球藻（*Porphyridium*）和蔷薇藻（*Rhodella*）等。微藻资源非常丰富，具有非常广阔的发展前景，一方面，在方法技术上还需要大大改进，以提高现有微藻的产量和产品质量，特别是在高水平深加工技术上更需提高；另一方面，还要继续研究开发更多的微藻和开阔更广阔的应用领域，这方面的潜力非常大。由于微藻培养非常容易，易于控制，而且有大量的单细胞种类，所以利用微藻开展分子遗传学和遗传工程方面的研究，发现更多更好的微藻模式种类（特别是真核种类）也具有广阔的前景。

二、大型海藻

海洋是人类的资源宝库，其中大型海藻种类多，和人类的关系密切，是重要的食用、药用资源和工业原料。但若过度采收，就会造成资源枯竭。由于海藻生长快，产量高，因此发展海藻人工栽培是获取大的经济效益和社会效益，保护海藻天然资源及其多样性的有效途径。现代海藻栽培业是在 20 世纪中叶开始形成和发展起来的。目前世界上人工栽培的大型海藻总产量约为 625×10^4 t（鲜重），其中海带 310×10^4 t，紫菜 75×10^4 t，江蓠 10×10^4 t，麒麟菜 10×10^4 t，其他海藻 10×10^4 kg。栽培的总面积大约有 200×10^3 hm^2。栽培海藻的初级产品的总产值约 30 亿美元以上。日本、韩国和中国是世界上最大的海藻栽培生产国，也是世界上海藻科技水平最发达的国家。在总产量上中国居世界第一，而且在海藻的育苗和栽培方面做出了重大贡献。但产品的总产值、人均产量和人均消费水平大大低于日本和韩国。日本的总产量虽然远低于中国，但由于他们在产品的开发加工质量上较高，所以在总产值、人均产量和产值上很高。韩国的海藻总产量低于中国和日本，但人均产量和产值很高，而且是世界上人均消费海藻产品最多的国家。

经济发达的西欧和北美尚未真正建立起海藻栽培业。

海藻栽培业今后的发展趋势，第一，对已栽培或有栽培价值的海藻需要进一步加强生理、生态、生化、遗传、发育和分子生物学等基础研究，以便更好地解决人工苗的大量培养，并更好地建立遗传学上的稳定品系和选育出优良的品系。第二，大力提高海藻产品的加工与质量控制，以获取更大的经济效益。第三，把海藻栽培与海区水环境的改善紧密联系，开展生态海洋养殖。近年来由于经济利益的驱使和缺乏科学的认识，沿海海藻的养殖面积已大为减少，高密度的动物性海水养殖发展很快，致使大量的氮、磷等物质排入海水中，造成了严重的富营养化现象和赤潮的发生。据研究，栽培大型海藻可以减轻或改善海区富营养化，因为它们在生长发育过程中可以吸收大量的氮、磷等营养物质。根据计算，每收获 1 t 鲜海藻，等于平均从海水中取出了 27 ~ 29 kg C 和 2.5 ~ 6.2 kg N。每公顷栽培海藻能够吸收 1560 ~ 6240 kg C 和 132 ~ 528 kg N。以海带而言，中国每年大约生产 300 万 t 鲜海带，意味着每年可清除海水中的 23.7 万 t C 和 660 t N。中科院海洋研究所近年来研究培育出一个生长快速的江蓠属海藻龙须菜（*Gracilaria lemaneaformis*）新品系，经在牡蛎筏上混养实验表明，每千米苗绳占有栽培面积为 228 m^2，生物量达4230 kg，相当于 14.69 kg/m^2。其产量中 C 占鲜重的 2.5%，N 含量占鲜重的 0.25%，放出的氧量占鲜重的 3.3%。以每公顷产 50 t 鲜藻计，等于固定了 1 250 kg C，125 kg N，同时放出 3333 kg O_2。可见，其生态效应及环境效应极显著，对于净化水质，保持水体物质的良性循环有重要意义。同时，获得的高产龙须菜不仅可用于提取琼胶，又可用于人工饲喂鲍鱼的饲料，在经济效益上也大大优于单养牡蛎。因而，培养优良品种，科学配置大型海藻与海生动物养殖比例，或科学实行海藻与动物混养，是发展海洋养殖业，发展经济，保护海洋环境，保护海洋生物多样性的重要举措。

参考文献

1. 陈峰，姜悦．微藻生物技术．北京：中国轻工业出版社，1999
2. 胡鸿钧．螺旋藻生物学及生物技术原理。北京：科学出版社，2003
3. 李永祺．国家攀登计划类项目 7：海水养殖生态环境的保护与改善．济南：山东科学技术出版社，1999
4. 费修绠，逄少军．大规模的海藻栽培与海区环境的生物治理．见：海洋高新技术产业化高级论坛论文集．OTIF 中国荣城，2000. 500 ~ 511
5. Fei X G, Bao Y, Lu S. Seaweed cultivation: traditional way and its reformation. Chinese J Oceanol Limnol, 1999, 7(3): 193 ~ 199
6. Fei X G. Solving the coastal eutrophication problem by large scale seaweed cultivation. Hydrobiologia, 2004, 512: 145 ~ 151

（费修绠　中国科学院海洋研究所　研究员）
（周云龙　北京师范大学生命科学学院　教授）

思考与探索

1. 真核藻类的主要特征有哪些？它们和原核藻类的主要区别是什么？绝大多数真核藻类为什么只能生活在水中？
2. 以教材中区分藻类各门的知识，如何把从自然界水体中采集的藻类鉴别到不同的门？

3. 运用以减数分裂发生的 3 种不同时期来分析教材中和教材外的任何一种藻类和高等植物的生活史类型,你对这样来理解和掌握藻类的生活史有何体会?
4. 查阅文献资料和联系生活实际,你对真核藻类的经济价值有何认识?
5. 怎样认识藻类在水生生态系统中的地位?从水产养殖、“赤潮”和“水华”的发生和防治,你认为研究藻类有何重要意义?
6. 从本章“真核藻类光合器的亚显微结构”的知识“窗口”的内容,比较真核藻类与高等植物的叶绿体在结构上有何主要异同。
7. 查阅文献资料,分析真核藻类分子生物学研究的现状和意义是什么?
8. 联系实际具体分析微藻和大型海藻开发的途径和前景如何。

第十章

苔 藓 植 物

（Bryophyte）

提 要 苔藓植物是一群形体矮小、结构简单、尚没有维管组织分化的高等植物。本章对比真核藻类论述了苔藓植物的形态、结构、生殖和生活史特点，及其对陆生环境的初步适应；简单介绍了苔藓植物的分类和主要代表植物；对苔藓植物的经济及应用价值和它们在生态系统中的作用也作了简要介绍。本章设置了两个“窗口”，一个是针对苔藓植物孢子体和配子体之间的独特关系特设置了关于苔藓植物孢子体和配子体光合特性及营养关系的知识“窗口”；另一个是针对大气环境问题设置了“苔藓植物在大气污染监测中的应用”的“窗口”。

苔藓植物和真核藻类相比，它们有了明显的进步，植物体大多有了类似茎、叶的分化，称为“拟茎叶体”；生殖器官为多细胞结构，且有不育细胞构成的保护或支持结构；受精卵发育形成胚。它们已能初步适应陆生环境，但它们仅具有假根，特别是植物体内尚没有维管组织的分化，受精过程离不开水等，所以大多只能生活在阴湿的环境。苔藓植物的生活史类型均为世代交替，孢子减数分裂，但它们的孢子体不能独立生活，寄生在配子体上，为配子体占优势的异形世代交替，这是它们和其他高等植物的主要区别之一。

第一节　苔藓植物的主要特征

一、植物体的形态结构

苔藓植物的生活史中有两种类型的植物体，一为配子体，一为孢子体，二者差异很大，下面分别予以介绍。

（一）配子体

苔藓植物的配子体为小型绿色自养的单倍体的植物体。高一般为一至数厘米

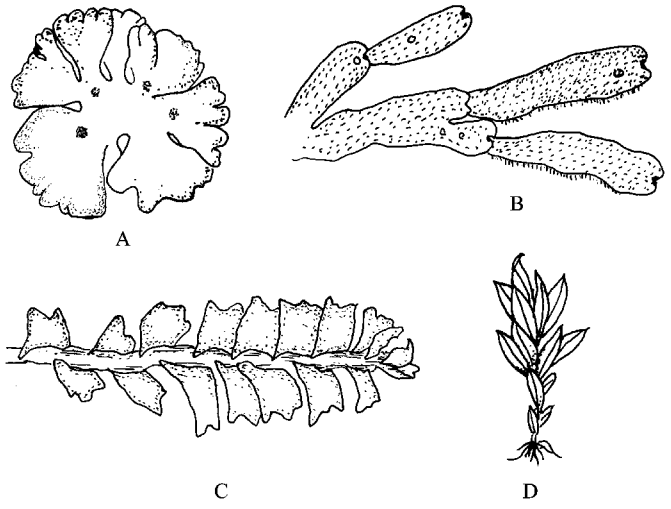


图 10－1 苔藓植物配子体的形态

A,B. 叶状体[A. 钱苔属(*Riccia*)(苔纲) B. 紫背苔属(*Plagiochasma*)(苔纲)]

C,D. 茎叶体[C. 细裂瓣苔属(*Barbilophozia*)(苔纲) D. 立碗藓属(*Physcomitrium*)(藓纲)]

或十几厘米,最大的也不过 30 ~ 40 cm。从外形上可分为两大类:一为扁平的叶状体,有背腹之分,内部有或无组织分化,具有单细胞假根(图 10－1 A,B);另一种类型是有茎、叶分化的"茎叶体"(图 10－1 C,D),但不为真正的茎和叶,体内无明显的组织分化或虽有不同程度的组织分化,而仍无维管组织。假根为单细胞,或为多细胞组成。因此,苔藓植物的茎叶体确切地说应为"拟茎叶体",例如四齿藓(*Tetraphis pellucida* Hedw.)的茎仅分化为厚壁的表皮细胞层,表皮以内全部为未分化的薄壁细胞(图 10－2 A);葫芦藓(*Funaria hygrometrica* Hedw.)的茎分化为表皮,皮层和由纵向伸长的、细胞腔较小的薄壁细胞组成的中轴 3 部分(图 10－2 B)。仅少数种类的茎分化程度明显一些,如提灯藓属(*Mnium*)的茎分化为具有厚壁的表皮,由薄壁细胞组成的皮层和中央的输导束(图 10－2 C),特别是在中央的输导束中有水螅状的导水细胞(hydroids),这种细胞是一种死细胞,末端壁是斜的,有人试验认为这种细胞有输水作用。另外还发现提灯藓属等种类在茎的表皮和中心输导束之间有一种"类韧皮细胞"(Leptoids)(图 10－2 D),这种细胞的核退化,两端壁有许多胞间连丝,还可能有胼胝体,细胞为活细胞,用 ^{14}C 标记研究表明,糖可以通过这些细胞进行运输,运输的速度为 0.3 ~ 5 cm/h。另据测定金发藓属(*Polytrichum*)水分运输速度为 200 cm/h,对有机物的输导速度为 32 cm/h(Zacherl,1956)。但是上述的导水细胞并不能认为是管胞,类韧皮细胞也不能认为是筛细胞,它们之间的差异还是很明显的。同时,也没有可靠的证据说明这些细胞和维管植物的维管细胞有系统发育上的联系。至于叶的结构更简单,大多由 1 层细胞组成,无叶脉,大多在相当于主脉的位置上有 1 条(少数 2 条)中肋(rib)。中肋是由一群纵向伸长的厚壁细胞组成,主要起支持作用。叶上无气孔。关于配子体如何运输水分的问题,尽管一些人认为茎的中轴或输导束中的导水细胞有输导作用,但一般说,主要是靠茎叶之间形成的毛细管作用,而且叶片细胞仅 1 层,也可以直接吸收水分。

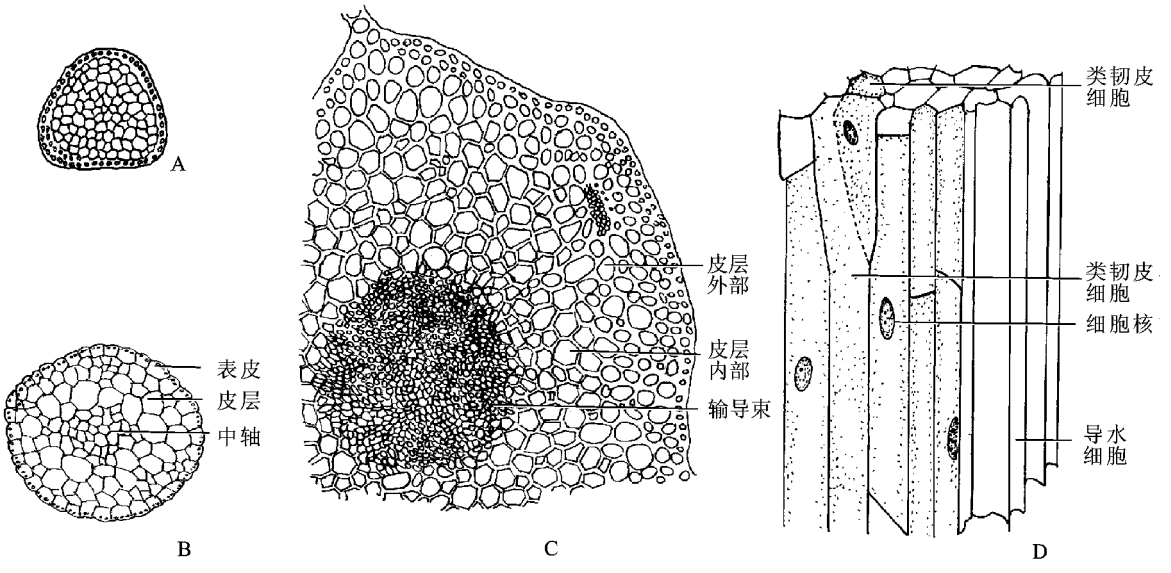


图 10－2　藓类植物配子体茎的结构(横切面观)(C 自 Chopra 和 Kumra　D 自 T Elliot Weier)
A. 四齿藓属:茎无明显组织分化　B. 葫芦藓属:茎有表皮、皮层和中轴的分化　C. 提灯藓属:茎的横切面一部分,有表皮、皮层和中央输导束的分化　D. 提灯藓属:茎的纵切面一部分

(二) 孢子体

苔藓植物孢子体的形态简单,绝大多数是由孢蒴(capsule)、蒴柄(seta)和基足(foot)3 部分组成。孢蒴结构复杂,是产生孢子的器官,生于蒴柄的顶端,幼嫩时为绿色,成熟后多为褐色或棕红色。有些种类的蒴柄也具有配子体茎中的输导束以及导水细胞和类韧皮细胞,如金发藓属(*Polytrichum*)等。孢子体不能独立生活,生于配子体上,基足伸入配子体组织内,吸收配子体的养料。基足周围细胞的细胞壁多曲折,扩大了表面积,便于配子体和孢子体间营养物质的转输。关于苔藓植物孢子体和配子体的营养和光合活性比较见"窗口"简介。

苔藓植物配子体和孢子体光合作用的比较研究

19 世纪后期和 20 世纪许多学者对苔藓植物的孢子体的光合作用进行了不少研究,如 Haberlandt(1886,1914)将葫芦藓离体的孢蒴在无机培养基上培养 3 周,发现其干重增加了 150%。到 20 世纪 60 年代取得了关键性进展,如 Rastorfer(1962)用瓦氏呼吸计测量了仙鹤藓和提灯藓配子体和孢子体的气体交换,发现真正光合作用/呼吸作用的比值在配子体中约为 3∶1～4∶1,在孢子体中约为 1.3∶1～1.5∶1,并推断经过 24 h 后,孢子体将会出现碳的净消耗,所以不能自养。Paolillo 和 Bazzaz(1968)利用红外气体分析仪测量离体的葫芦藓和桧叶金发藓孢子体的气体交换,发现葫芦藓充分扩展的孢蒴在一个很宽的温度和光强范围内都表现为正的净光

合作用,但桧叶金发藓的孢蒴则不能平衡自身的呼吸作用。Krupa(1969)也证明葫芦藓的孢子体除了最后发育阶段外,其他发育阶段都表现出相当的净光合作用,对配子体的依赖程度较小,具有相当的独立性。Atansasiu(1975)发现曲尾藓和墙藓的孢子体在 25 ℃时的净同化速率与其暗呼吸速率相似,而配子体的净同化速率约为它的 3.5 ~ 5.6 倍。

20 世纪 60—70 年代,学者们又证明了一些苔藓植物孢子体在一定时期可以进行一定的光合作用,部分自给光合产物。20 世纪 80—90 年代学者们又对配子体向孢子体提供光合产物的定位、定量和转运物的形式、定性、定量和转化的关系作了进一步研究。但较多的研究是对配子体光合作用以及生理生化方面的研究,而对孢子体方面的研究则很少。

1996—1997 年中国学者用氧电极测定了东亚角苔(*Anthoceros miyabenus* Steph.)、钝顶紫背苔(*Plagiochasma appendiculatum* L. et L.)、东亚小金发藓[*Pogonatum inflexum* (Lindb.) Lac.]、葫芦藓(*Funaria hygrometrica* Hedw.)和立碗藓属(*Physcomitrium*)的光合放氧活性,表明配子体的净光合放氧速率比孢子体高 4.5 ~ 110 倍。从它们对光响应的情况看,可分为三种类型:A. 强阴生型:东亚小金发藓在光饱和后出现了光抑制,孢子体则更为明显;B. 轻阴生型:钝顶紫背苔有光饱和,仅孢子体出现轻度光抑制;C. 阳生型:葫芦藓和立碗藓在光强达到 700 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot S^{-1}$ 时尚未出现光饱和现象。

可变荧光分析结果表明,葫芦藓、密叶绢藓[*Entodon compressus* (Hedw.) C. Mull.]等的配子体比孢子体有更高的 PSⅡ活性和酶促暗反应活性。从低温荧光发射光谱反映的光能在两个系统之间的分配情况,可把所测的苔藓植物分为两种类型:A. 孢子体的 PSⅡ活性高于配子体,包括东亚小金发藓和仙鹤藓;B. 配子体的 PSⅡ活性高于孢子体,包括钝顶紫背苔、葫芦藓、立碗藓、绢藓等。他们还研究了上述一些苔藓植物的叶绿体结构,结果发现它们在光合作用上的差异可能与它们的叶绿体的结构有关。

上述研究对进一步探讨苔藓植物(包括其他植物)个体发育中的生理、生化、遗传等多种特点和变化具有重要意义。

参考文献

1. Gao Xiuying, Shi Dingi, Zhou Yunlong, et al. Comparison studies on photosynthesis of gametophytes and sporophytes of several Bryophytes. Chenia, 1998, 53: 69 ~ 81

2. Gao Xiuying, Shi Dingi, Zhou Yunlong, et al. Comparison studies on ultrastructure of photosynthetic apparatus in gametophytes and sporophytes of Bryophytes. Chenia, 1998, 53: 59 ~ 68

(施定基 中国科学院植物研究所 研究员)

二、有性生殖器官和生殖过程

苔藓植物配子体上产生的有性生殖器官为多细胞结构,且具有由多个不育细胞构成的保护壁层。雄性生殖器官称精子器(antheridium)(图 10-3 A),棒状或球形,外有 1 层不育细胞组成的精子器壁,其内的精原细胞各自发育成长形弯曲并具有 2 条鞭毛的精子(图 10-3 B)。雌性生殖器官称颈卵器(archegonium)(图 10-3 C,D)。颈卵器状似长颈烧瓶,由细长的颈部(neck)和膨大的腹部(venter)组成。颈部为 1 层细胞围成,中央有 1 条沟称颈沟(neck canal),颈沟内有 1 列颈沟细胞(neck canal cells)。腹部内有 1 卵细胞,卵细胞的上方与颈沟细胞最下 1 个细胞之

间还有 1 个腹沟细胞(ventral canal cell)。受精前颈沟细胞和腹沟细胞均解体,颈沟成为精子进入颈卵器腹部的通道。苔藓植物的无性生殖器官为孢子体上的孢蒴,亦为多细胞结构,详见本章代表植物葫芦藓、地钱、角苔等。

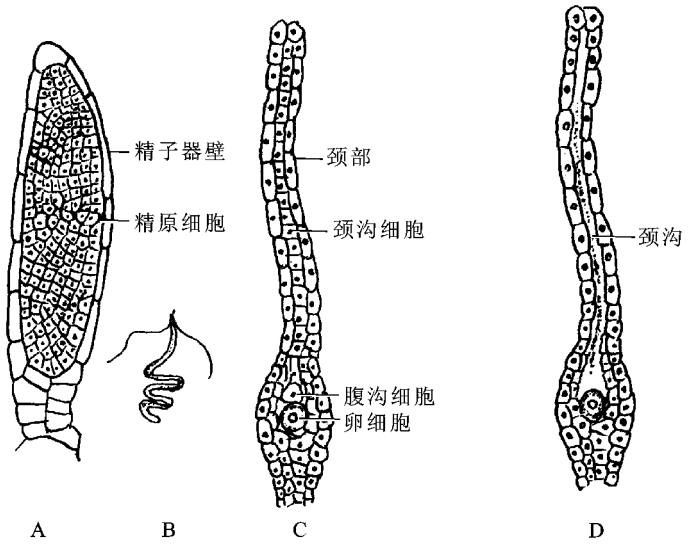


图 10-3　苔藓植物钱苔属(*Riccia*)的有性生殖器官

A. 精子器　B. 精子　C. 颈卵器　D. 颈卵器(颈沟细胞、腹沟细胞解体后)

苔藓植物的有性生殖均为卵式生殖,但在受精时精子需在有水的条件下游至颈卵器,并从颈沟进入,与腹部的卵融合。受精卵不经休眠即进行分裂,首先形成胚(embryo),所以苔藓植物属于有胚植物。

三、生活史

苔藓植物的生活史为孢子减数分裂,异形世代交替,但配子体占优势,孢子体不能独立生活,而其他所有的高等陆生植物正好与苔藓植物相反,均为孢子体发达的异形世代交替。此外,苔藓植物的孢子首先萌发产生绿色的丝状体,称为原丝体(protonema),再由原丝体发育成配子体,这也是苔藓植物生活史的一个特点(图 10-5)。

四、分布与生境

苔藓植物分布很广,绝大多数陆生,但多生于阴湿环境,在树干、树叶上都有生长,也有些种类生于裸露的岩面,耐旱力很强。南极大陆的苔藓植物非常繁茂。也有些种类水生。苔藓植物对大气中的 SO_2 较敏感,常可作为大气污染的监测植物。

第二节 分类概况和代表植物

一、分类概况

苔藓植物通常为一个门，即苔藓植物门（Bryophyta），分为藓纲（Bryopsida，Musci）、苔纲（Hepaticopsia，hepaticae）和角苔纲（Anthocerotopsida，Anthocerotae）3纲，约23 000种，中国约2 100种。但也有学者将苔藓植物分为3个门，即藓门（Bryophyta）、苔门（Hepatophyta）和角苔门（Anthocerotophyta）。本教材仍采用1门3纲的分类系统。三纲的主要异同比较如下（表10－1）。

表10－1 苔藓植物三纲的主要特征比较

项目		藓纲	苔纲	角苔纲
配子体	形态	均为茎叶体，叶多螺旋排列，辐射对称	叶状体或茎叶体，叶排列成2或3列，有背腹之分，两侧对称	叶状体
	假根	多细胞，单列，具有分枝	单细胞	单细胞
	中肋	绝大多数叶具有中肋	无	无
	细胞中的叶绿体数	多数	多数	少，1至数个
	蛋白核	无	无	有
原丝体		发达，1个原丝体可产生多个配子体	不发达，1个原丝体仅产生1个配子体	同苔纲
孢子体	组成	由孢蒴、蒴柄和基足组成	同藓纲	无蒴柄，仅具有孢蒴和基足
	蒴柄	蒴柄在孢蒴成熟之前伸长	蒴柄在孢蒴成熟之后伸长	无
	孢蒴开裂方式	多为盖裂	多为纵裂	自上而下二瓣开裂
	孢蒴中的中轴	多具有中轴	无	具有纤细中轴
	蒴盖	有	无	无
	蒴齿	有	无	无
	环带	有	无	无
	弹丝	无	有	具有假弹丝

二、主要代表植物

（一）葫芦藓（*Funaria hygrometrica* Hedw.）

藓纲，葫芦藓科，小型土生藓类，世界性广布种。

葫芦藓的配子体为“茎叶体”，高约 1 cm 左右，直立，丛生。茎的基部具有由多细胞组成的假根，主要起固着作用。茎通常分化为表皮、皮层和中轴 3 部分（图 10－2 B）。叶呈卵形或舌形，具有 1 条中肋，螺旋排列，多生于茎的上部。葫芦藓多为雌雄同株，精子器和颈卵器分别生于不同的分枝顶端（图 10－5）。产生精子器的分枝顶端的叶较大，外张，称雄苞叶。枝端中央有多个橘红色的棒状精子器，整个雄枝枝端状似一朵小花。精子器间还有单列细胞组成的侧丝，其顶端的细胞膨大，细胞中含有叶绿体。精子器的基部有一短柄，精子器内精原细胞均产生具有 2 条鞭毛的长形弯曲的精子。产生颈卵器的分枝顶端的叶较窄，称雌苞叶，且彼此紧包，状如顶芽，其中央有一至几个颈卵器。颈卵器基部也有一柄部。成熟时，颈卵器的颈沟细胞和腹沟细胞解体，颈沟即形成 1 条细管道。游动精子借助水游至颈卵器并从颈部进入颈卵器内，1 个精子与 1 个卵完成受精作用形成受精卵，不经休眠，受精卵分裂形成细长的胚。以后，在孢蒴尚未成熟时蒴柄迅速伸长，并将颈卵器从基部顶断，断离的颈卵器仍罩覆于幼嫩的孢蒴上。幼嫩的孢蒴直立，很小，绿色，以后不断长大，成熟时孢蒴呈葫芦状，但基部不对称，垂倾，棕色至红褐色。罩于孢蒴上的残存颈卵器形成蒴帽（calyptra），如遇风吹或触碰极易脱落。蒴柄长可达一至数厘米，幼时绿色，成熟时棕红色，其内部结构也类似于配子体的茎，有表皮、皮层和中轴的分化。蒴柄基部为伸入配子体雌枝顶端组织中的基足（见彩色插图Ⅰ）。

孢蒴是孢子体的最重要结构，由蒴盖（operculum）、蒴壶（urn）和蒴台（apophysis）3 部分组成。蒴盖是孢蒴顶部的圆碟状的盖。蒴壶结构复杂（图 10－4），最外层为表皮细胞，表皮内侧为数层细胞构成的蒴壁，蒴壁内侧为疏松的含有叶绿体的同化丝和很多气室，气室内侧为数层细胞组成的外孢囊，再内为 1 层孢原组织，其细胞质浓，方形，排列紧密，其内方为 1 层细胞构成的内孢囊。在蒴壶的正中央为薄壁细胞构成的圆柱状的蒴轴（columella）。孢原组织经分裂产生孢子母细胞（spore mother cell），再经减数分裂，产生单倍体的孢子。在蒴壶的口部有上下 2 层齿状结构，称蒴齿（peristomal teeth）。每个齿片为长三角形，每层 16 片。上层称外蒴齿，棕红色，有明显的横条加厚，各齿端与中央的 1 个圆形膜片相连；下层齿片称为内蒴齿，稍短于外蒴齿，淡黄色，无明显横条加厚（图 10－4 B）。蒴盖与蒴壶的连接是借助于由数环细胞构成的环带（annulus）。蒴壶的下面为蒴台，蒴台的表皮有较多的气孔，但较原始，它是由气孔原始细胞经一次不完全分裂形成的（图 10－4 D）。气孔总是开放的，不能关闭。蒴台表皮内为几层含叶绿体的细胞，中央为无色的薄壁细胞。

孢蒴成熟时，环带常在干燥的条件下自行卷落（图 10－4 C），蒴盖也因而脱落，

孢蒴的这种开裂方式称为盖裂。蒴盖脱落后，蒴壶口部的蒴齿露出。蒴齿对大气

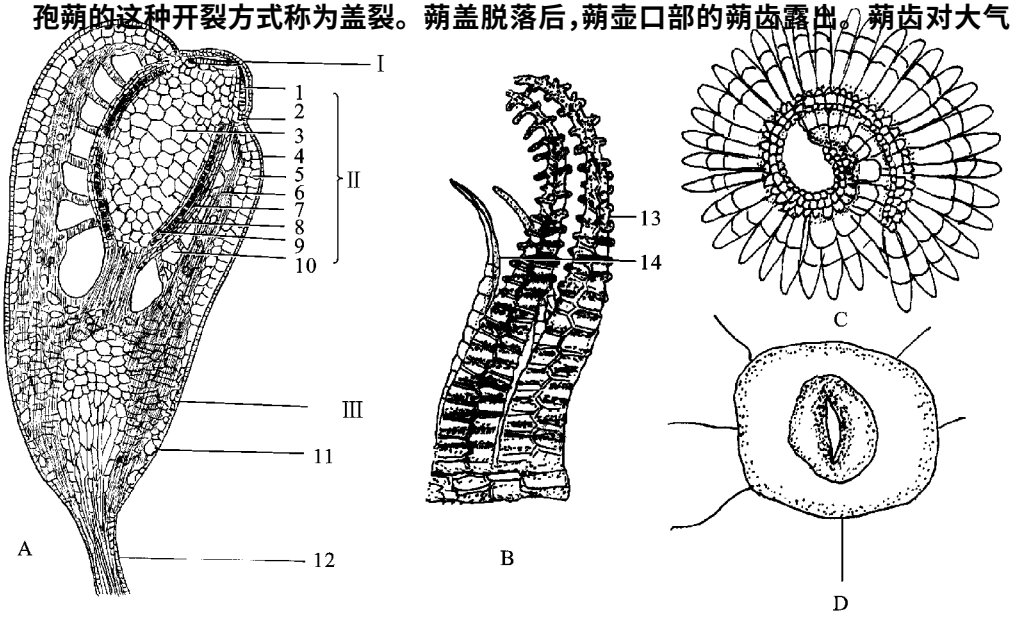


图 10−4 葫芦藓孢蒴(A,B,C 自陈邦杰)

A. 未成熟孢蒴纵切 B. 蒴齿放大 C. 剥离的环带放大 D. 1 个气孔放大

Ⅰ. 蒴盖 Ⅱ. 蒴壶 Ⅲ. 蒴台

1. 蒴齿 2. 环带 3. 蒴轴 4. 表皮 5. 蒴壁 6. 同化丝 7. 外孢囊 8. 孢原组织

9. 内孢囊 10. 气室 11. 气孔 12. 蒴柄 13. 外蒴齿 14. 内蒴齿

的干湿度敏感，在干燥时，蒴齿尖端会向上外方向翘起，但蒴齿尖端开始时不是游离的，而是连于中央的膜片上，这样，齿片只能向上微翘，在空气潮湿时，蒴齿的齿片又微向下弯。各齿片在这种微翘和微弯的变化中从齿片边缘带出一些孢子散出。当各齿片尖端相连的中央薄膜破裂后，蒴齿即可在干燥条件下向上向外卷起，将孢子带出散发，潮湿时齿片又向蒴壶内弯曲，并粘上一些孢子，干燥时再将孢子带出。由此看出，蒴齿的结构和特性是对孢子散发的一种适应机制。此外，葫芦藓的蒴柄也可在干湿条件变化时发生扭转，由此带动孢蒴转动，借其一定的离心力散放出一些孢子。孢子在适宜条件下萌发，首先形成绿色的丝状体，称原丝体(protonema)。细胞内含多个叶绿体，形状类似具有多分枝的丝状绿藻。当发育到一定阶段，从原丝体上产生多个芽，每个芽各自长成 1 个新一代的配子体。葫芦藓的生活史如图 10−5。

藓纲中其他常见的种类有泥炭藓属(*Sphagnum*)、小金发藓属(*Pognatum*)、真藓属(*Bryum*)、绢藓属(*Entodon*)等以及在进化上有重要价值的藻苔(*Takakia lepidozioides*)等。

(二) 地钱(*Marchantia polymorpha* L.)

地钱为苔纲地钱目地钱属中最常见的植物，世界广布种。常生于沟边、温室地面、花盆以及其他阴湿墙脚和地面等处。地钱的配子体为扁平叶状，多次二叉分

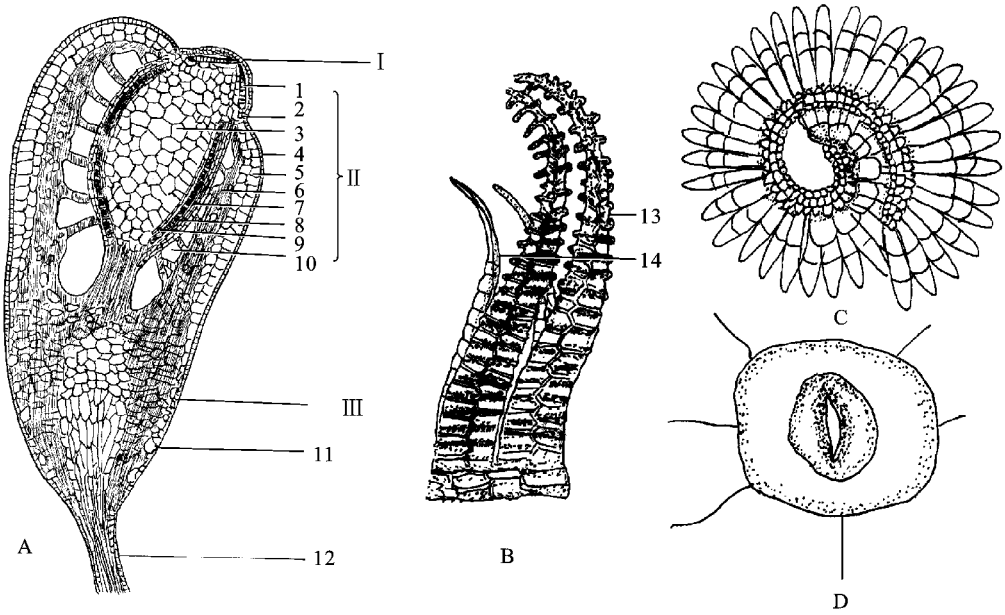


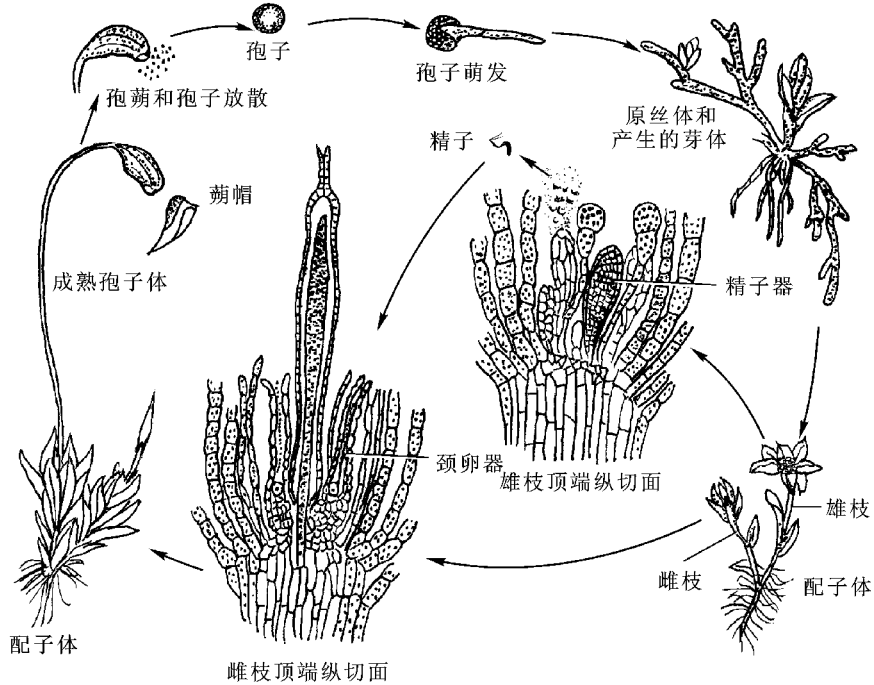
图 10-4　葫芦藓孢蒴(A,B,C 自陈邦杰)

A. **未成熟孢蒴纵切**　B. **蒴齿放大**　C. **剥离的环带放大**　D. 1 **个气孔放大**

图　-　Ⅰ. **蒴盖**　Ⅱ. **蒴壶**　Ⅲ. **蒴台**

1. **蒴齿**　2. **环带**　3. **蒴轴**　4. **表皮**　5. **蒴壁**　6. **同化丝**　7. **外孢囊**　8. **孢原组织**

9. **内孢囊**　10. **气室**　11. **气孔**　12. **蒴柄**　13. **外蒴齿**　14. **内蒴齿**



10　5　**葫芦藓的生活史**(**自《中国藓类属志》上册第** 1 **页**)

枝,深绿色或淡绿色,宽1 ~ 2 cm**,长可达**5 ~ 10 cm**,中央具有**1**条中肋,边缘为波**

状(图10-6A)。上表面有菱形网纹,每个网纹即为表皮层下的1个气室界限。每

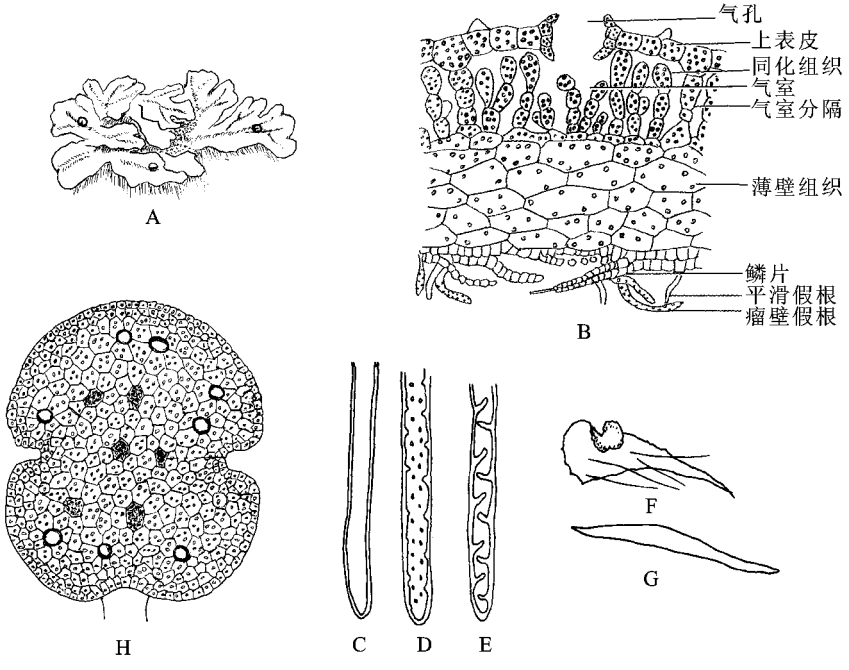


图10-6 地钱配子体(叶状体)

A. 配子体外形 B. 配子体横切面 C. 简单假根 D,E. 瘤壁假根 F,G. 鳞片 H. 1个胞芽放大

个网纹中央有1个小孔,即气孔。下表面有许多单细胞假根和由单层细胞构成的紫色鳞片。单细胞假根又分为两种类型:一为细胞壁平滑的简单假根;一为细胞内壁有许多向内产生的舌状或瘤状突起的假根,称为瘤壁假根。叶状体前端的凹入处为生长点。将叶状体横切,可见有明显的组织分化(图10-6 B),自上而下的结构是:上表皮、烟囱状的气孔、含有叶绿体的同化丝、气室、气室间隔层、不含叶绿体的薄壁组织、下表皮、假根和鳞片。地钱的气孔不能闭合。

在地钱叶状体的背面有一种进行营养繁殖的杯状结构,称胞芽杯(gemma cup),其内产生多个绿色的胞芽(gemmae)。每个胞芽呈扁圆形,中部厚,边缘薄,两侧各有1个凹入,基部以1个透明的细胞着生于胞芽杯的底部。胞芽散落土上后,从两侧凹入处向外方生长,产生2个相对方向的叉形分枝,最后形成2个新的地钱叶状体。

地钱雌雄异株。雄株背面生出雄生殖托(antheridiophore),又称雄器托或精子器托(图10-7 A)。雄生殖托有2~6 cm长的托柄,柄端为边缘呈波状的圆盘状体,即托盘。托盘内有许多精子器腔,各腔内有1个精子器。托盘上表面有许多小孔,即为每个精子器腔的开口(图10-7 B),精子器中产生的精子随黏液由此孔逸出。雌生殖托(archegoniophore)又称雌器托或颈卵器托,产生在雌株背面(图10-7 C),也具有2~6 cm长的托柄,顶端盘状体的边缘有8~10条手指状稍下弯的芒线(ray),每2条指状芒线之间的盘状体处各有1列倒生的颈卵器(图10-7 D),每

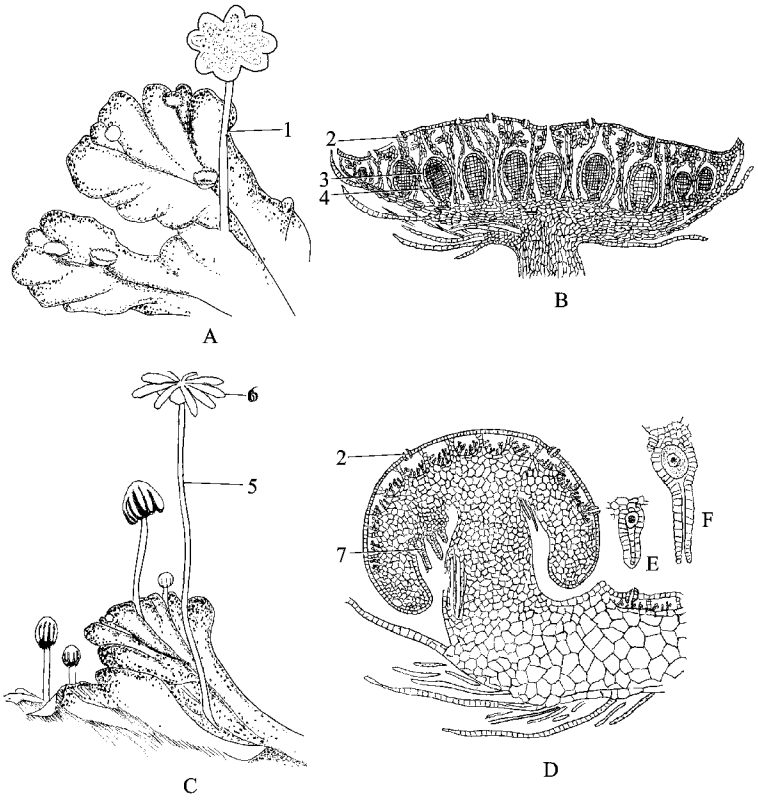


图 10－7　地钱的雌生殖托和雄生殖托(B,D 自 G. M. Smith 等)

A. 雄株和雄生殖托外形　B. 雄生殖托纵切面观　C. 雌株和雌生殖托外形

D. 雌生殖托纵切面观　E,F. 颈卵器放大

1. 雄生殖托　2. 气孔　3. 精子器腔　4. 精子器　5. 雌生殖托　6. 指状芒线　7. 颈卵器

列颈卵器的两侧各有 1 片薄膜,称蒴苞(involucre),对颈卵器有保护作用。地钱的雌、雄生殖托均是由雌、雄叶状体的组织分化而来,其基本结构和叶状体类似。

地钱的受精过程仍然需有水的条件,1 个精子与 1 个卵融合后形成受精卵。不休眠,受精卵在颈卵器中发育成胚,并继续发育成由孢蒴、蒴柄和基足 3 部分组成的孢子体(图 10－8)。孢蒴近似为球形,无蒴盖、蒴齿、环带和蒴轴。孢蒴内的大部分孢原组织产生了孢子母细胞,经减数分裂产生许多单倍体的孢子。另有少部分孢原组织,形成一些长形细胞,最后转化为丝状弹丝(elater),其孢壁具有螺旋状加厚,在受到干、湿条件的影响时,可发生扭曲弹动,有助于孢子的散发。地钱孢子体的蒴柄很短,基足伸入雌托盘组织内吸取营养。此外,颈卵器也随着受精和孢子体的发育而逐渐长大,至孢子体形成时仍包在孢子体外面,这和葫芦藓不同。同时,围绕颈卵器基部的细胞,也随着颈卵器的发育和受精过程而不断地分裂,最后在颈卵器外面形成 1 个套筒状的保护结构,称为假蒴萼(pseudoperianth)。这样,对孢子体共有 3 层保护结构,即颈卵器、假蒴萼和蒴苞。孢蒴成熟时,顶部不规则纵裂,并有弹丝的弹动将孢子散出。在适宜条件下孢子萌发产生仅有 6～7 个细胞

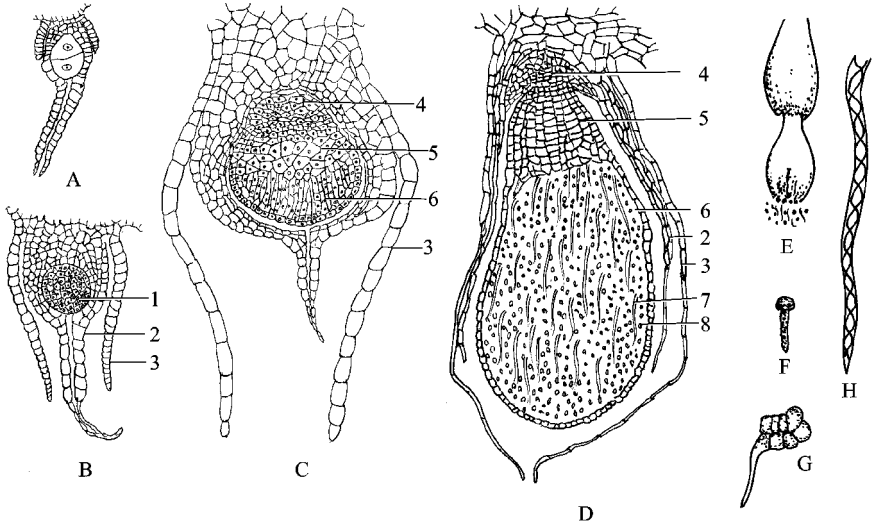


图 10－8 地钱的胚和孢子体纵切(自 G. M. Smith 等《隐花植物学》下册,1955)

A～C. 胚的发育形成 D. 成熟孢子体纵切面 E. 成熟孢子体外形,正在释放孢子 F,G. 孢子萌发和原丝体形成 H. 1 条弹丝部分放大

1. 胚 2. 颈卵器壁 3. 假蒴萼 4. 基足 5. 蒴柄 6. 孢蒴 7. 弹丝 8. 孢子

的原丝体,每个原丝体仅形成 1 个叶状的配子体。

苔纲中其他常见种类有叶苔(*Jungermannia lanceolata* L.)、大羽苔[*Plagiochila asplenioides*(L.) Dum.]、中华光萼苔[*Porella chinensis*(Steph.) Hatt.]、带叶苔[*Pallavicinia lyellii*(Hook) Gay.]等。

(三) 角苔属(*Anthoceros*)

角苔纲角苔科。配子体为叶状,叉形分瓣呈不规则圆形,直径 0.5～3 cm。无气室和气孔的分化,无中肋。腹面具有单细胞假根。叶状体的腹面有胶质穴,其中生有念珠藻。叶状体的每个细胞中仅具有 1 个大型的叶绿体,叶绿体有 1 个蛋白核。雌雄同株,精子器和颈卵器均埋生于叶状体内。颈卵器中的卵受精后形成胚,然后突出叶状体背面发育成长角状的孢蒴。孢蒴中央有 1 个纤细的蒴轴,没有蒴柄,基足仍埋生于叶状体中(见图 10－9A 和彩色插图Ⅰ)。成熟时孢蒴纵裂为两瓣。孢蒴中的孢子自上而下的成熟,在孢蒴中还有由 1～4 个细胞组成的假弹丝(图 10－9)。

角苔分布广泛,我国南北各省区均有。生于山区阴湿溪边和土坡。

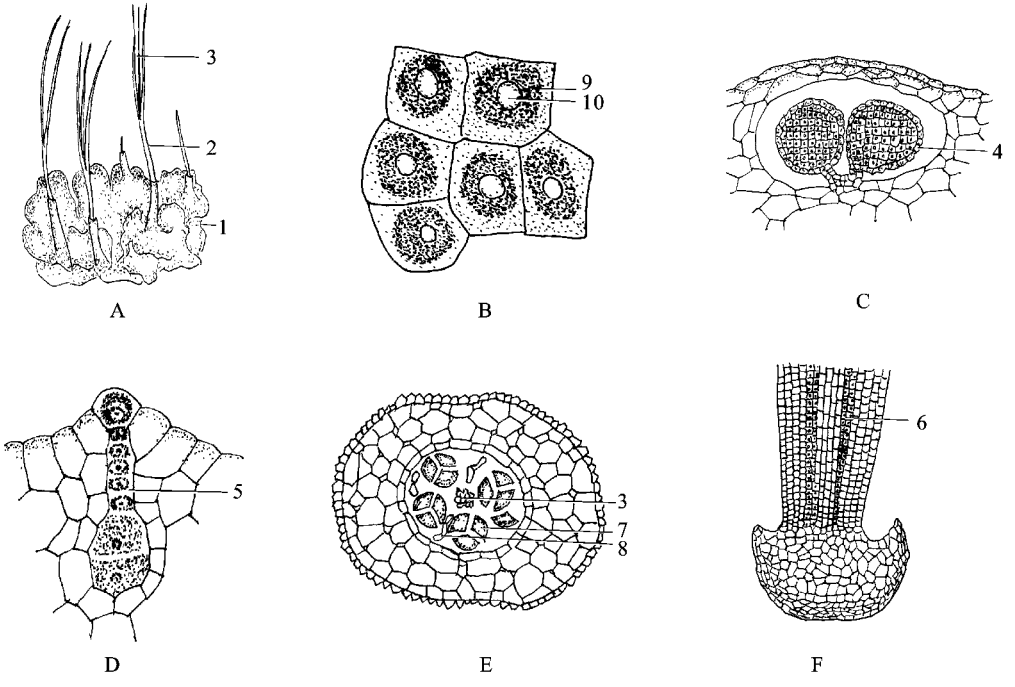


图 10－9　角苔属

A. 配子体和孢子体外形　B. 配子体几个细胞　C. 精子器纵切面　D. 颈卵器纵切面
E. 孢蒴上部横切图　F. 孢蒴基部纵切面
1. 配子体　2. 孢子体的孢蒴　3. 蒴轴　4. 精子器　5. 颈卵器　6. 造孢组织
7. 孢子　8. 假弹丝　9. 叶绿体　10. 蛋白核

第三节　苔藓植物的经济价值

苔藓植物的经济价值主要有以下几方面：

第一，苔藓植物的吸水性很强，吸水量高时可达植物体干重的 10 ~ 20 倍。这一特性一方面在自然界的水土保持上有重要作用；另一方面可用来作花、木长途运输的保水保湿包装材料，还可用作花卉栽培的保湿通气基质，或用以铺苗床。

第二，有些苔藓植物可药用，如金发藓（*Polytrichum commune* L. ex Hedw.）有解毒止血作用；蛇苔［*Conocephalum conicum*（L.）Dum.］可解热毒，消肿止痛，治疔疮痈肿和蛇咬伤等；暖地大叶藓［*Rhodobryum giganteum*（Schwaegr.）Par.］对治疗心血管病有较好疗效；一些仙鹤藓（*Atrichum*）和金发藓等植物的提取液有较强抑菌作用；泥炭藓还可作为代用药棉；一些提灯藓科植物、羽藓属（*Thuidium*）、青藓属（*Brachythecium*）、同蒴藓属（*Homalothecium*）、灰藓属（*Hypnum*）等亦为重要药物，并为倍蚜虫的冬寄主，在五倍子的生产中有重要意义。

第三，由于苔藓植物的叶片大多为一层细胞厚，对环境污染敏感，可用来作大

气污染(SO_2 等)的监测植物(详见“窗口”)。

第四,一些苔藓植物含有生长调节物质,经试验有促进种子萌发和幼苗生长的作用。

第五,苔藓植物在湖泊演替为陆地和陆地沼泽化等方面均有重要作用。

第六,在苔藓植物中发现了一些作为分子生物学研究的非常好的模式植物,其中小立碗藓(*Physcomitrella*)最具特点,它的同源染色体比其他高等植物都少,而且在同源重组中有高达 90% 的转化率,因此,小立碗藓将会在分子生物学的研究中发挥更大的作用。

苔藓植物在大气污染监测中的应用

大气环境直接关系到人类的身体健康和生命安全,监测和净化大气环境是全世界共同关注的最重要的环境问题之一。用苔藓植物监测大气中的污染物是一种有效和有意义的生物监测手段。人们常将苔藓植物称为大气污染的生物监测器。

由于苔藓植物个体矮小,绝大多数的叶片只有一层细胞厚(中肋除外),体表无角质层,体内没有维管组织,植物体暴露在大气环境中,直接承受大气中各种污染物的影响。特别是生于树干上的种类,它们主要是直接吸收利用雨水和露水,浓缩在雨水和露水中的污染物往往能迅速对它们产生毒害,并表现出明显的中毒症状。如有人用浓度为 $0.005\times10^{-6}\sim0.1\times10^{-6}$ 的 SO_2 气体熏蒸苔藓植物时,苔藓就可表现出明显的毒害病症,当浓度加到 0.4×10^{-6} 时,苔藓植物在几十小时之内相继枯死。而大部分种子植物则在 SO_2 的浓度为 0.4×10^{-6},熏蒸 100 h 以上时,仍然在外观上看不出中毒症状。通过实际观察,发现城市和工业发达的地区,其周围环境中苔藓植物群落贫乏,种类数大为减少。当然,不同的种类,不同生态类型的种类对大气中污染物的毒害反应也有差异,如树上生长的苔藓植物要比石生和地上生的种类更为敏感。总之,苔藓植物(特别是树生种类)对大气污染物通常较为敏感,同时,它们还具有能将大气污染物有效富集,体内污染物的浓度可以显示与污染强度的关系,便于连续测定阶段性污染物的浓度,可用物理或化学方法定量测定污染物,可以确定污染源的位置和研究费用较低等优点。所以,用其对大气污染进行监测是完全可行的。1968 年 4 月在荷兰的瓦赫宁根举行的第一次空气污染对植物影响的欧洲会议上,还正式通过了“附生植物应该着重被推荐供普遍使用作为污染的生物学标志,这是因为它们容易处理,对空气污染敏感度大于高等植物”的决议。这里的附生植物主要就是指苔藓和地衣。多年来,有许多国家开展了用苔藓和地衣对大气污染的监测研究工作,我国也有不少这方面的研究报道。

用苔藓植物监测的大气污染物主要为 SO_2,HF,O_3,NO,CO 和 Pb,Cd,Cu,Ni,Zn 等多种重金属。就污染物的存在状态而言,可分为悬浮颗粒污染物和气体污染物两大类。

用苔藓植物监测大气污染的方法主要有下面 4 种:

1. 生态调查法 直接对选定的地区或城市进行定点调查,包括附生在树干基部至 2 m 高处的苔藓植物的种类、覆盖度、频度和生长状况等。再综合分析各点所有的资料绘制大气污染分布图。这是最常用的一种方法。

2. 吊球法：将没有被污染的苔藓植物(如最常用泥炭藓等)用 1% 的硝酸清洗,再用去离子水冲净残余酸液。风干后,取定量的材料装入尼龙或多氨基化合物制作的网袋中,使其成圆球状的苔藓吊球。分别把这些吊球悬挂于各试验区的试验点,在未污染的区域也要挂袋。经过 3 ~ 5月后,将它们全部取回。经过处理后,用原子吸收光谱、中子活化法或电感耦合等离子光谱测定和分析污染物。

3. 移植比对法：选择和监测区生态环境相同或相近的未被污染地区内的树木,将附生在树干上的苔藓植物连同一部分树皮切割下来,照相并存档。再在被监测区中把它们固定于等高(8 ~ 10 m)的各个监测点。经过一段时间后,将它们取回,与原来测试前的存档照片进行对照分析。也可进行解剖观察和化学测定。

4. 苔藓测定仪：制作两个分隔的透明而密闭的 A 和 B 方室,在两室内放置等量的脱脂棉和去离子水,再放入等量的生长良好的苔藓植物绿色部分,其中的 A 室输入流量为每分钟 0. 5 ~ 1. 0 L 经活性炭净化的空气,B 室则输入等量的污染空气。两周后,观察比较两室中苔藓植物的生长情况和变化,以判断空气的污染情况。

其他还有忍耐指数测定法和大气净度指数法等。随着对环境问题的高度重视和研究工作的不断深入,苔藓植物在大气环境监测中的应用必将会进一步得到完善和发展。

参考文献

1. 赖明洲,陈学潜. 公害研究方法简介：都市空气污染的生物指标——地衣类. 中华林学季刊,1977,10(3)：113 ~ 129

2. 横倔诚. 苔藓类利用空气净化试验法对大气污染的测定. 日本生态会志(Jap J Ecol),1978,28：17 ~ 23

3. 张志杰,张维平. 环境污染生物监测与评价. 北京：中国环境科学出版社,1991

4. 吴鹏程,罗健馨. 苔藓植物与大气污染. 环境科学,1979,3：68 ~ 72

5. 吴鹏程,罗健馨. 大气污染的指示计——苔藓植物. 植物杂志,1981,4：27

6. 闵运江. 六安市区常见附生苔藓植物对大气污染的指示作用. 城市环境与城市生态,1997,10(4)：31 ~ 33

7. 张朝辉,邵晶,柴之芳等. 利用苔藓植物和地衣作为生物监测器对大气降尘重金属污染物质的研究. 核技术,2001,24(9)：776 ~ 778

(周云龙　北京师范大学生命科学学院　教授)

思考与探索

1. 从植物体的形态结构和生殖上分析苔藓植物比真核藻类植物有哪些突出的进步特征？为什么说它们属于高等植物或陆生植物？但大多数苔藓植物为什么只能生活在阴湿的环境？
2. 从文献和你的实际观察中如何分析苔藓植物孢子体和配子体的营养关系？你对如何进一步探讨二者的营养关系有何思考和设想？
3. 当你采集到任一苔藓植物的配子体时,如何把它鉴别到所属的纲？
4. 苔藓植物在生态系统、水土保持、花木产业上有何重要价值？
5. 用苔藓植物监测大气污染的优点是什么？你对如何应用苔藓植物来监测大气环境有何思考与设计？

6. **查阅文献资料，了解小立碗藓作为分子生物学研究的模式植物有何特点？研究现状及其应用前景如何？**

第十一章

蕨 类 植 物

（Pteridophyte）

提 要 蕨类植物是地球上出现最早的、不产生种子的陆生维管植物，而且是高等植物中唯一的孢子体和配子体都可以独立生活的类群。本章论述了蕨类植物孢子体和配子体的形态、结构及生殖特点，对孢子体中的维管组织和中柱类型作了重点介绍，分析了蕨类植物的生活史，对代表植物蕨（*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*）进行了比较详细的论述，对于蕨类植物的分类概况、不同亚门的代表植物，以及蕨类植物的经济价值也作了简要介绍。本章的窗口是介绍被大多数学者所接受的 W. Zimmerman 提出的关于陆生植物叶起源的‘ 顶枝学说 ”。

蕨类植物和苔藓植物以及真核藻类的最大区别是孢子体内有了维管组织的分化，而且在形态上具有了真正的根、茎、叶。它们和种子植物一起总称为维管植物（vascular plant），但它们仍不产生种子，这又是和种子植物最大的区别之一。蕨类植物也有人称之为维管隐花植物（vascular cryptogams）。蕨类植物的有性器官为精子器和颈卵器，和苔藓、裸子植物一起统称为颈卵器植物。

第一节　蕨类植物的主要特征

一、孢子体

（一）形态和营养器官

蕨类植物的孢子体发达。蕨类植物多为多年生草本，少数为一年生草本，个别种类为木本，如桫椤属（*Cyathea*）（见彩色插图Ⅰ）。除松叶蕨亚门外，所有的现存蕨类植物均有真正的根、茎、叶的分化。

1. 根

蕨类植物的主根均不发育，通常为不定根（adventitious root）。

2. 茎

蕨类植物的茎有地上的气生茎(aerial stem)和地下的根状茎(rhizome)之分。低等种类多具有地上气生茎,有一些种类既具有气生茎,又具有根状茎。高等蕨类植物绝大多数仅具有根状茎。

3. 叶

蕨类植物的叶依据不同的含义可分为下述几种不同的类型:

(1) 从进化水平上可分为小型叶(microphyll)和大型叶(macrophyll)。小型叶较原始,其特点是仅具有 1 条叶脉,无叶柄,也无叶隙。低等蕨类植物均为小型叶类型。大型叶为进步类型的叶,其特点是叶脉具有各种分支,形成各种脉序,具有叶柄和叶隙。仅高等蕨类(真蕨类)为大型叶。

(2) 从形态上可分为单叶和复叶。单叶是在叶柄上仅具有 1 个叶片。复叶是由叶柄、叶轴、羽片和羽轴等组成的,自叶柄顶端延伸成的叶轴上有多个叶片(羽片),其中又有一回、二回、三回和多回羽状复叶之分。

(3) 从功能上可分为营养叶(foliage leaf)和孢子叶(sporophyll)。前者仅有进行光合作用制造营养物质的功能,无生殖功能,故也称不育叶(sterile frond);后者可以产生孢子囊和孢子进行繁殖,所以也称能育叶(fertile frond)。有些蕨类植物没有营养叶和孢子叶之分,同一叶片既具有营养功能,又可产生孢子具有繁殖的功能,这种叶称为同型叶(homomorphic leaf),或称一型叶(图 11－1A)。另有些蕨类具有两种不同功能的叶,即营养叶和产生孢子的叶,二者在形态上也常明显不同,称为异型叶(heteromorphic leaf),又称两型叶(图 11－1B 和彩色插图Ⅰ)。

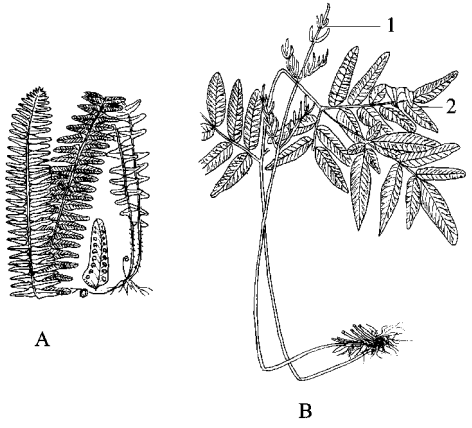


图 11－1　同型叶和异型叶

A. 同型叶 肾蕨[*Nephrolepis auriculata* (L.) Trimen.]
B. 异型叶 紫萁(*Osmunda japonica* Thunb.)
1. 孢子叶　2. 营养叶

(二) 维管组织

蕨类植物的维管组织(vascular tissue)分化程度不高,由木质部和韧皮部组成。

木质部的分子大多由环纹、螺纹或梯纹管胞以及木薄壁组织组成，仅少数种类具有导管，如卷柏属或蕨属中的某些种。韧皮部主要由筛管和韧皮薄壁组织组成，但无伴胞。现在生存的蕨类绝大多数无维管形成层，所以没有次生结构，仅有初生结构，但在极少数种类中有形成层，如瓶尔小草属（*Ophioglossum*）和水韭属（*Isoetes*）等。

（三）中柱

中柱（stele）是维管植物茎的初生结构中的复合组织，它是由中柱鞘、维管系统、髓等组成。蕨类植物的中柱类型多种多样，其中主要有原生中柱（protostele）、管状中柱（siphonostele）、网状中柱（dictyostele）、具节中柱（cladosiphonic stele）（图 11－2）等。

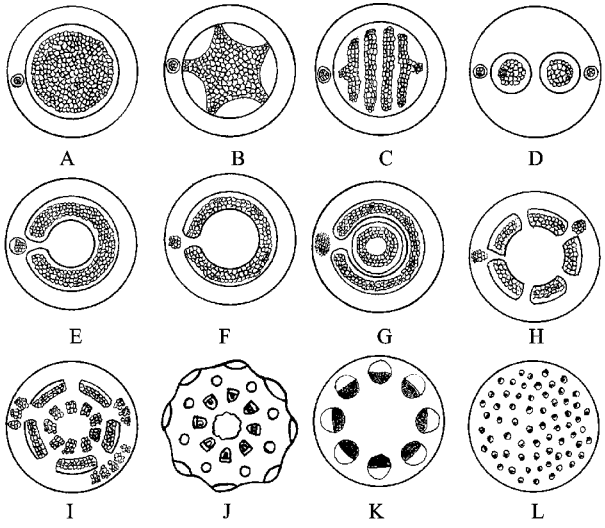


图 11－2　蕨类植物和种子植物主要中柱类型图解

A～C. 原生中柱　（A. 单中柱　B. 星状中柱　C. 编织中柱）　D. 多体中柱　E. 双韧管状中柱　F. 外韧管状中柱　G. 多环式管状中柱　H. 网状中柱　I. 多环式网状中柱　J. 具节中柱　K. 真中柱　L. 散生中柱

原生中柱较原始，其特点是不具有髓，其中又分为单中柱（monostele，haplostele）、星状中柱（actinostele）和编织中柱（plectostele）（图 11－2A～C），尤以单中柱最原始，4 亿年前发现的最早的蕨类植物化石就是这种类型的中柱。还有的蕨类植物具有 2 个以上的原生中柱，称多体中柱，如卷柏属（*Selaginella*）。

管状中柱的结构特点是中央具有髓，维管系统围在髓的外面形成圆筒状。有些种类的初生韧皮部在初生木质部的外面，称外韧管状中柱（图 11－2 F）；另有些种类在初生木质部的内、外两边均有初生韧皮部，称为双韧管状中柱（图11－2 E）。

网状中柱是由管状中柱演化而来的。由于茎的节间缩短，双韧管状中柱中的许多叶隙互相重叠，从横切面的任何水平上观察时，在髓部的外方有一圈大小不同

的彼此分开的维管束(图 11-2 H)。

蕨类植物中还有些种类为多环管状中柱(polycyclic siphonostele)图(11-2 G)和多环网状中柱(polycyclic dictyostele)(图 11-2 I)。

具节中柱是楔叶亚门的蕨类所具有的中柱类型(图 11-2 J)。维管束在茎中排列成一圈,初生韧皮部在初生木质部的外方,也有人将其称为“ 木贼型 ”的外韧管状中柱,甚至有人认为属于种子植物中的真中柱类型。具节中柱的中央为髓部,成熟时,髓部组织破裂形成髓腔。每个维管束为内始式,由于原生木质部后来破裂,并在维管束的内侧形成空腔,称为脊腔(crainal cavity)或称维管束腔。每个维管束的位置通常都和茎表面的脊相对。

在种子植物中的中柱类型为进化水平高的真中柱(eustele)(图 11-2 K)和散生中柱(atactostele)(图 11-2 L)。

(四) 孢子囊和孢子

孢子囊是蕨类植物孢子体上产生孢子的多细胞无性生殖器官。不同的蕨类植物其孢子囊的发育、结构和着生位置均不同。

1. 厚孢子囊和薄孢子囊

从孢子囊的发育和结构上可分为两种类型:一为厚孢子囊(eusporangium),一为薄孢子囊(leptosporangium)。前者是由孢子叶的一群原始细胞发育产生的,孢子囊成熟时其囊壁一般为多层细胞组成,这种类型的孢子囊较为原始,所有的小型叶蕨类和大型叶蕨类中的原始种类属于此类型。薄孢子囊是由孢子叶上的 1 个原始细胞发育产生的,成熟时孢子囊的壁仅为 1 层细胞。这种类型为进步类型,大型叶蕨类的绝大多数种类属于此类型。

2. 孢子囊着生的位置

从孢子囊着生的位置和数目上可分为 4 种情况,其中小型叶蕨类有 3 种类型:松叶蕨类为 2 个或 3 个孢子囊聚合形成聚囊,生于孢子体茎枝上的二叉状小叶叶腋中的短侧枝的顶端(图 11-3 A);石松和卷柏类的孢子囊单生于孢子叶的叶腋,而且许多孢子叶密集于孢子体分枝的顶端形成球状或穗状,称孢子叶球(strobilus)或孢子叶穗(sporophyll spike)(图 11-3 B,C);楔叶蕨类植物,其孢子囊长筒形,常 5 ~ 10 枚生于其特殊的孢子叶(称孢囊柄)六角形盘状体的下面(图 11-3 D,E)。大型叶类的真蕨植物,孢子囊为多个聚集成孢子囊群(sorus),着生于孢子叶的背面(远轴面)或背面边缘。大多数种类的每个囊群还有各种不同类型的膜质保护结构,称为囊群盖(indusium)(图 11-3 G)。

3. 孢子

蕨类植物的孢子都是在孢子囊中经过减数分裂产生的单倍体的单细胞结构,其形状,大小和结构因种而异。绝大多数蕨类植物在同一个孢子体上产生的孢子在形态和大小上相同,称为孢子同型(isospory)或同型孢子,但有一部分种类所产生的孢子囊有大、小两种类型,在大孢子囊中产生较大而数少的大孢子(macrospore),在小孢子囊中产生较小而数多的小孢子(microspore)。这种在同一植物体上产生大、小两种孢子的称孢子异型(heterospory),或称异型孢子,如卷柏类、水韭

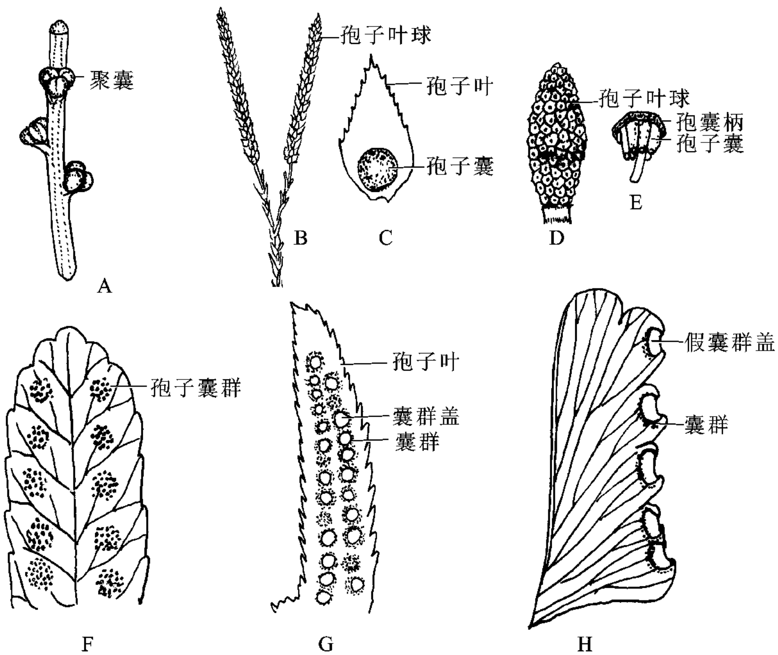


图 11－3　蕨类植物的孢子囊

A. 3 个孢子囊形成聚囊（松叶蕨属 *Psilotum*）　B，C. 孢子叶聚集成孢子叶球，孢子囊单生孢子叶近轴面基部（石松属 *Lycopodium*）　D，E. 孢囊柄聚集成孢子叶球，孢子囊长筒形，生于孢囊柄六角形盘状体下面（木贼属 *Equisetum*）　F～H. 孢子囊在孢子[illegible]囊群[[illegible]无囊群盖[illegible]（铁线蕨属 *Adiantum*）[illegible]具有]

类和一些水生真蕨类。大孢子将萌发产生雌配子体，小孢子则萌发产生雄配子体。

二、配子体

（一）配子体的形态和营养方式

蕨类植物的配子体又称为原叶体（prothallism，prothallus），是由单倍体的孢子直接萌发产生的。配子体均很微小，生活时期短，无根、茎、叶的分化，具有单细胞假根。从营养方式上可分为两类：一类不含叶绿素，埋生土中，与真菌共生，依靠共生的真菌获取营养，如松叶蕨类，其配子体长约几毫米，直径仅 0.5～2 mm，褐色，柱状，常二叉分枝，具有假根，体内还有断续的维管组织。石松类植物中也有和真菌共生的配子体。另一种类型为绿色、光合自养型的配子体，可以独立生活，一些石松类、楔叶类和真蕨类的配子体为此类型。楔叶类的绿色配子体通常被描述为垫状，具有许多直立的叶状条片。真蕨类的配子体大多为心形的叶状体。

（二）有性生殖器官和受精

蕨类植物的有性器官为多细胞的颈卵器（雌性器官）和精子器（雄性器官），但和苔藓植物相比，蕨类植物的颈卵器相对退化，颈卵器的腹部埋入配子体组织中，

内有 1 卵，颈部较短，颈沟细胞也少。精子器多为球形，精子均具有鞭毛，除石松类的精子具有 2 条鞭毛和长卵形外，其他各类蕨类均为具有多条鞭毛并呈螺旋形弯曲的精子。

蕨类植物的有性生殖均为卵式生殖，受精过程必须在有水的条件下才能完成。

三、生活史

蕨类植物的生活史均具有世代交替，孢子减数分裂（见图 11－4，11－5，11－7，11－8），但和苔藓植物相比又有所不同，蕨类植物是孢子体发达的异形世代交替，配子体虽微小，生活时期较短，但大多也可独立生活。

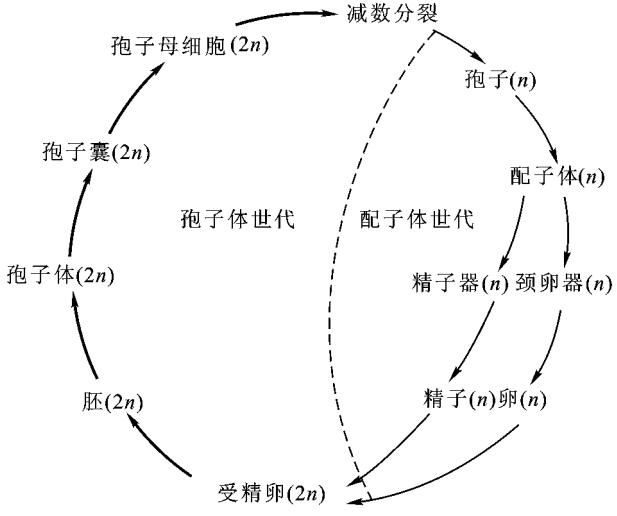


图 11－4　蕨类植物生活史

四、生境和分布

蕨类植物分布广泛。在平原、草地、沟溪、山地、林下和淡水中均有生长，但由于它们的维管组织分化程度还不高，受精过程也离不开水，对陆生环境的适应还不完善，所以，蕨类植物大多仍生活在沟谷和阴湿环境，在热带和亚热带地区的种类和数量均较多。

第二节　蕨类植物的分类系统和主要代表植物

一、蕨类植物的分类系统

对于蕨类植物的分类有各种不同的意见，国内外的学者提出了多种分类系统（吴兆洪、秦仁昌，1991）。本书采用的是中国学者秦仁昌教授于 1978 年提出的分类系统，该系统包括的科属仅为中国产的。他把现代蕨类作为 1 个门，即蕨类植物门（Pteridophyta），下分为 5 个亚门 松叶蕨亚门（Psilophytina）、石松亚门（Lycophytina）、水韭亚门（Isoëphytina）、楔叶亚门（Sphenophytina）和真蕨亚门（Filicophytina）。5 个亚门的主要区别见表 11－1。

表 11－1　蕨类植物 5 个亚门主要特征比较

特征		松叶蕨亚门	石松亚门	水韭亚门	楔叶亚门	真蕨亚门
孢子体	根	假根	真根	真根	真根	真根
	茎	具有根状茎和地上气生茎	具有地上气生茎	粗壮似块茎	具有根状茎和气生茎，节间和节明显，节间中空	绝大多数仅具有根状茎，极少种类具有木质气生茎
	叶	小型叶，具有 1 条叶脉或无叶脉	小型叶，具有 1 条叶脉	小型叶，细长条形，具有叶舌	小型叶，鳞片状，轮生，侧面彼此联合成鞘齿状。非绿色，1 条叶脉	大型叶，幼叶拳卷，具有各种类型的脉序，一部分为单叶，多为复叶
	孢子囊	厚孢子囊，2 个或 3 个形成聚囊	厚孢子囊，单生孢子叶叶腋基部，孢子叶密集枝端形成孢子叶球	生于孢子叶基部特殊的凹穴中，厚孢子囊	厚孢子囊，5～10 个生于孢囊柄六角形盘状体下面。孢囊柄聚集枝端形成孢子叶球	极少为厚孢子囊，绝大多数为薄孢子囊。孢子囊聚集成囊群，生于孢子叶背面或背缘，多具有囊群盖
	孢子	孢子同型	有的为孢子同型（石松目），有的为孢子异型（卷柏目）	孢子异型	孢子同型，具有弹丝	孢子多同型，少数水生蕨类孢子异型

续表

特征		松叶蕨亚门	石松亚门	水韭亚门	楔叶亚门	真蕨亚门
配子体	形态和营养方式	柱状，有分枝，不含叶绿素，与真菌共生，体内有断续维管组织	柱状、不规则块状等，无叶绿素与真菌共生；有的则为绿色自养	在大、小孢子壁内发育	绿色，垫状，自养	绿色自养，多为心形
	精子	螺旋形，具有多条鞭毛	纺锤形或长卵形，具有2条鞭毛	螺旋形，具有多条鞭毛	螺旋形，具有多条鞭毛	螺旋形，具有多条鞭毛

二、蕨类植物的主要代表植物

地球上最早的蕨类植物化石发现于距今约4亿年前的志留纪晚期。现代生存的蕨类植物约12000种。中国有2600种，其中云南即有1000余种，享有“蕨类植物王国”之称。小型叶的蕨类有4个亚门，其中松叶蕨亚门的种类最少，仅2属15种，中国仅有松叶蕨[*Psilotum nudum*(L.) Grised.]1种(张静梅等，2002，6)，产于热带和亚热带。水韭亚门的种类也不多，约70种，中国仅3种，主要分布于长江中下游和西南地区，而且现在数量越来越少，已不多见。在小型叶蕨类中石松亚门的种类最多，分布最广。楔叶亚门的种类虽不多，约29种，中国9种，但分布很普遍。大型叶的蕨类植物为真蕨亚门，其进化水平最高，种类最多，达10000余种，分布非常广泛，经济价值大。鉴于上述情况，本教材选取其中分布较广，具有代表性的石松亚门、楔叶亚门和真蕨亚门中的主要代表种类进行重点介绍。

(一) 石松属(*Lycopodium*)

属于石松亚门石松目石松科，广布世界各地，约有14种，中国有11种。石松属的主要特点是孢子体为多年生草本植物，茎匍匐或直立，也有的悬垂。具有不定根。小型叶，鳞片状，具有1条叶脉，叶表皮具有气孔，叶在茎、枝上螺旋状排列。茎的中柱常为编织中柱(图11-2)。孢子叶密集枝端形成孢子叶球。孢子囊为厚孢子囊，单生于孢子叶近轴面基部。孢子叶球中的孢子囊是向顶式的顺序成熟，孢子囊中的孢子母细胞经减数分裂产生许多同型孢子。

孢子在适宜条件下萌发产生微小的配子体。一些种的配子体在地下与真菌共生，也有些种类的配子体下部生地下，分枝部分气生，含叶绿素，具有单细胞假根，通常雌雄同株。有性器官为精子器和颈卵器。在有水的条件下，具有2条鞭毛的纺锤形的精子进入颈卵器，与其内的卵融合，形成受精卵，再继续发育成胚和新一代的孢子体。石松属生殖和生活史过程如图11-5。

常见的石松属植物有石松(*Lycopodium japonicum* Thunb.)、地刷子石松(*L. complanatum* L.)等。

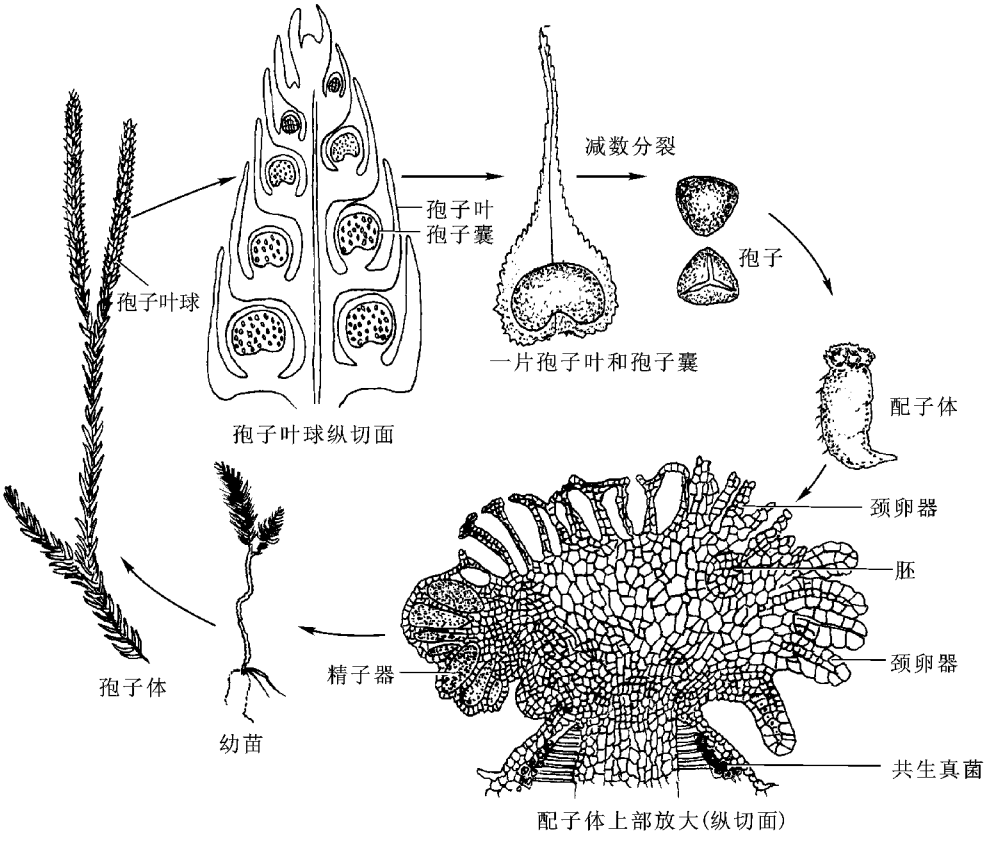


图 11-5　石松属生活史

（二）卷柏属（*Selaginella*）

属于石松亚门卷柏目卷柏科，约有 700 种，中国有 50 余种。孢子体为多年生草本植物。茎直立或匍匐。小型叶，鳞片状，有气孔。上述特征与石松属类似，不同的是卷柏属的孢子体从茎上还产生一种光滑无叶的根托（rhizophore），由根托顶端生出许多不定根；叶的近轴面基部具有叶舌（ligulate）；叶在匍匐的茎枝上呈 4 行排列，分为 2 行中叶和 2 行侧叶，但在直立茎上为螺旋排列；茎中常具有二至多个原生中柱，又称为分体中柱，各原生中柱以内皮层形成的长形横桥细胞（横隔片）与皮层相连（图 11-6）。卷柏属的初生木质部中有导管。

卷柏属的孢子囊和石松属一样单生于孢子叶近轴面基部，孢子叶密集枝端形成孢子叶球，不同的是卷柏属有大、小孢子囊之分，产生大孢子囊的孢子叶称大孢子叶（macrosporophyll），产生小孢子囊的孢子叶称小孢子叶（microsporophyll），这是卷柏属和石松属的最大区别之一。在 1 个孢子叶球上大、小孢子囊的数目因种而异。大孢子囊中通常有 1 个大孢子母细胞，经减数分裂产生 4 个大孢子。小孢子囊中有许多小孢子母细胞，经减数分裂产生多个小孢子。所以卷柏属为孢子异型。

卷柏属配子体的发育值得重视，它们是在大、小孢子的壁中进行的，而且在孢

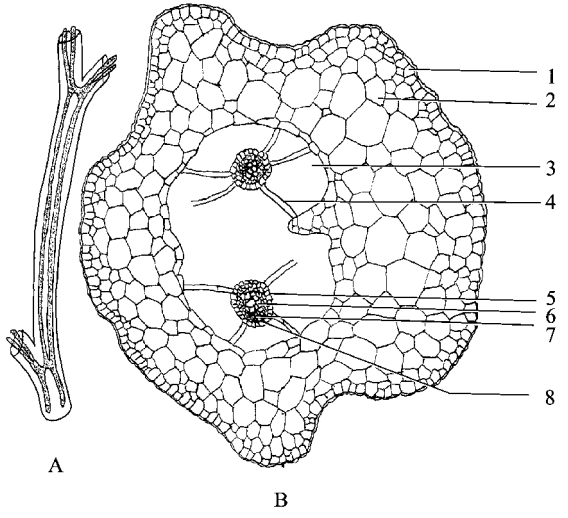


图 11－6　卷柏属之一种的茎的结构

A. **透明的一段茎**　B. **茎的横切面**

1. **表皮**　2. **皮层**　3. **大间隙**　4. **横桥细胞**　5. **中柱鞘**
6. **后生木质部**　7. **原生木质部**　8. **韧皮部**

子未从孢子囊中散出之前已经开始发育。小孢子发育成雄配子体的主要过程是：

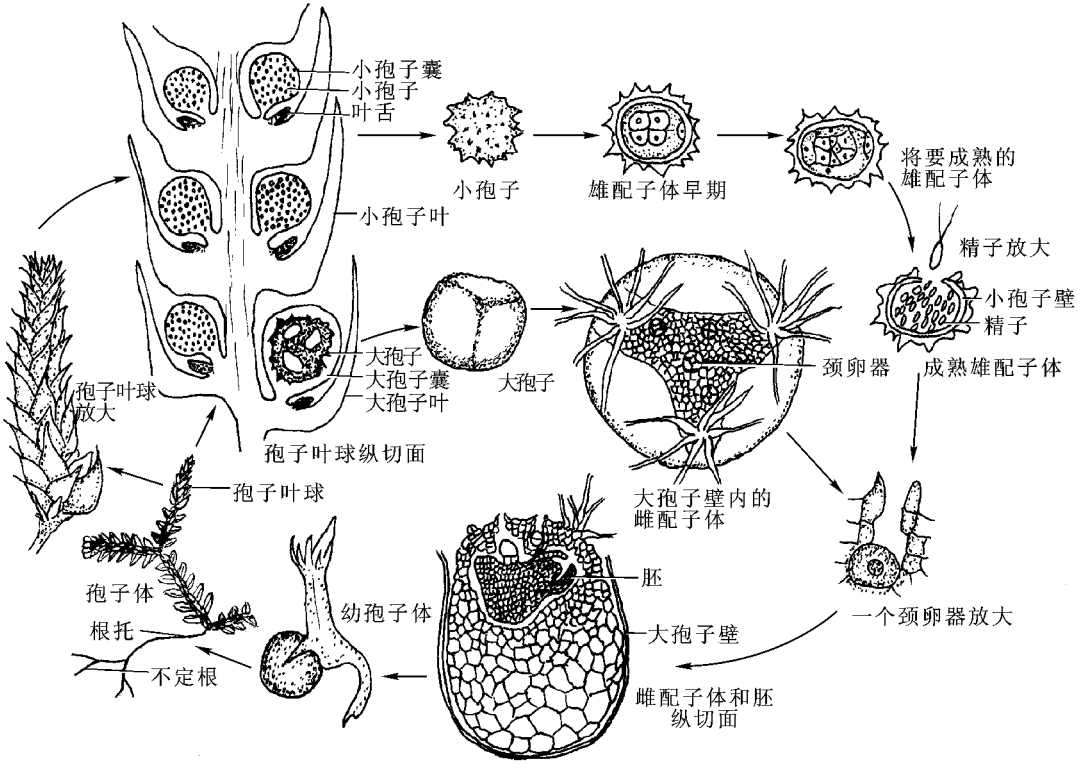


图 11－7　卷柏属生活史

首先小孢子进行一次不等分裂，产生的 1 个小的细胞为原叶细胞（prothallial cell），以后不再分裂，产生的 1 个大的细胞则不断分裂几次，形成精子器。外面为 1 层精子器的壁，内有多个精原细胞，以后则分裂产生 128 个或 256 个具有双鞭毛的精子。上述过程全是在小孢子的壁内进行的（图 11－7）。大孢子在萌发产生雌配子体时，首先是大孢子中产生大液泡，大孢子的核进行多次分裂，产生许多游离核，再由外向内地产生细胞壁，然后，从大孢子壁的开裂缝处露出的部分可变成绿色，并产生假根，有些细胞形成颈卵器（图 11－7）。

小孢子的壁破裂后精子放出，在有水的条件下进入颈卵器完成受精作用，不经休眠，受精卵在颈卵器内发育成胚。成熟胚是由胚柄、根、基足、叶、茎端几部分组成的，以后胚即可发育成新一代的孢子体。卷柏属的生殖生活史如图 11－7。

中国常见的卷柏属植物有卷柏［*Selaginella tamariscina*（Beauv.）Spr.］、中华卷柏［*S. sinensis*（Desv.）Spr.］、江南卷柏（*S. mollandorfii* Hieron.）等。

（三）问荆（***Equisetum arvense*** **L.**）

属于楔叶亚门木贼科。孢子体为多年生草本。具有地下根状茎和地上气生茎，但问荆的地上气生茎有两种：一为绿色而有轮生分枝的营养茎（vegetative stem）；一为褐白色但没有轮生分枝的生殖茎（fertile stem），二者均是从地下根状茎上产生并伸出地面的。

问荆的营养茎为绿色，具有轮生分枝。茎和分枝均具有明显的节和节间，节间中空。茎表具有纵行突出的脊和下凹的沟槽相间排列，节部的叶为褐色，小鳞片状，三角形，相邻叶的基部两侧彼此联合形成鞘状。茎表皮中有许多气孔。茎的结构由表皮、皮层和中柱组成。中柱为具节中柱（图 11－2 J）。除髓部和每个维管束内侧各有 1 个空腔外，在皮层中对着茎表每个凹槽处也各有一个空腔，称槽腔（vallecular cavity），它们在茎的皮层中排列为一圈。

问荆的生殖茎每年春季先于营养茎生出，亦具有明显的节和节间，其顶端产生一个毛笔头状的孢子叶球。每个孢子叶球是由许多称做孢囊柄（sporangiophore）的特殊孢子叶组成的。每个孢囊柄有 1 个六角形的盘状体，其下部中央着生一个柄部。在盘状体的下面产生 5～10 个长筒形的孢子囊，囊内有多个孢子母细胞，经减数分裂产生许多绿色的同形孢子。每个孢子的外壁均特化为 4 条弹丝，呈螺旋状地缠绕于孢子外面。在干燥条件下，弹丝可伸展弹动，有助于孢子的散发。孢子成熟时从孢子囊内散出，生活力仅为几天，在适宜条件下萌发产生微小的绿色自养的垫状配子体，单性或两性。精子器中产生螺旋形弯曲的多鞭毛精子，在有水的条件下，进入颈卵器，与卵融合完成受精过程。受精卵发育成胚，并继而产生孢子体。问荆的生殖生活史过程如图 11－8。

问荆为田间杂草，多生于沙性土壤或溪边。幼嫩的生殖茎可食。全草有利尿、止血、清热的功效。

楔叶亚门中其他常见种类有节节草（*Equisetum ramosissimum* Desf.）、木贼（*E. niemale* L.）等。

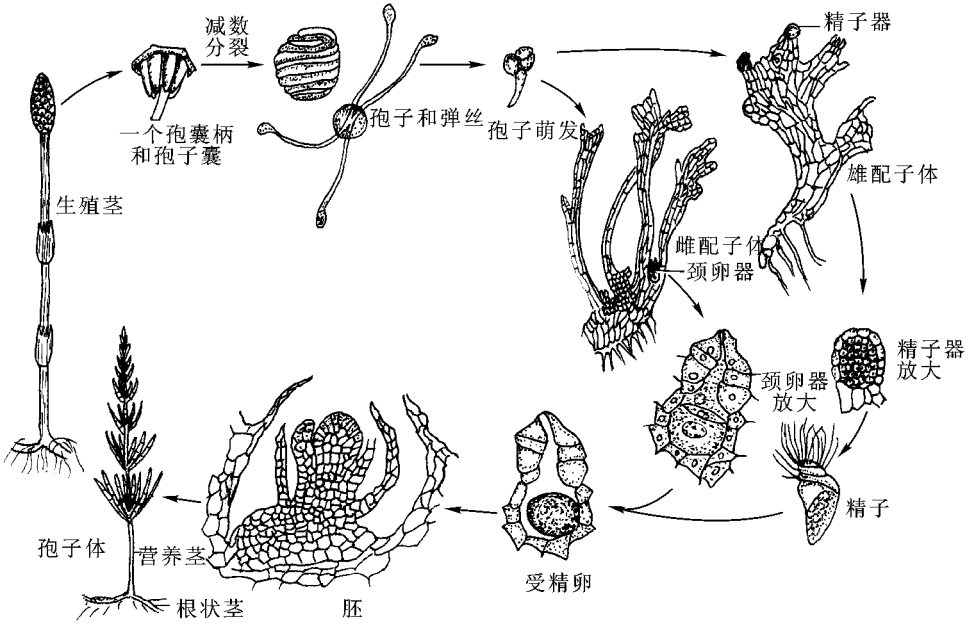


图 11－8　问荆生活史

（四）蕨[*Pteridium aquilinum*（L.）Kuhn var. *latiusculum*（Desv.）Underw.]

属于真蕨亚门薄囊蕨纲蕨科蕨属。孢子体为多年生草本，高 1 m 左右。根状茎横走，长，黑色，具有二叉状分枝，生有许多不定根。叶远生，叶柄粗壮 叶片为阔三角形，2～4 回羽状复叶。幼叶拳卷。根状茎中为 2 层同心维管柱的多环网状中柱（图 11－9）。

叶一型。孢子囊群为线形，生于叶的小羽片背面边缘（见彩色插图Ⅰ）。小羽片边缘反卷形成假囊群盖，对囊群起保护作用。此外，在小羽片背面（远轴面）与囊群之间还有一极薄的囊群盖。每个孢子囊都为扁圆形，具有 1 个长柄，由囊托上生出。孢子囊为薄孢子囊，仅具有 1 层囊壁，但位于孢子囊中央线上有 1 列细胞在结构上特殊，每个细胞的内弦向壁和 2 个径向壁木质化加厚，这列细胞称为环带（annulus）。环带的下端达孢子囊的柄处，另一端与称为裂口带的 1 列薄壁细胞相连。裂口带的细胞中有 2 个径向稍伸长的细胞，称唇细胞（lip cell）。环带的长度约为绕孢子囊中央纵行线长度的 3/4。孢子囊内有多个孢子母细胞，经减数分裂通常产生 64 个单倍体单细胞孢子。孢子成熟时，孢子囊开裂将孢子散出。蕨的孢子囊开裂的机制与环带和裂口带有关。在干燥条件下，由于环带细胞失水，每个环带细胞的外弦向壁（薄壁）和水有较强的附着力而内凹，径向壁则互相拉伸，最后导致孢子囊从裂口带的 2 个唇细胞间破裂，环带的游离端向上反卷，到一定程度时，环带又突然返回原来的位置，于是，孢子即被此种压力将其从破裂的孢子囊中压出（图 11－10）。

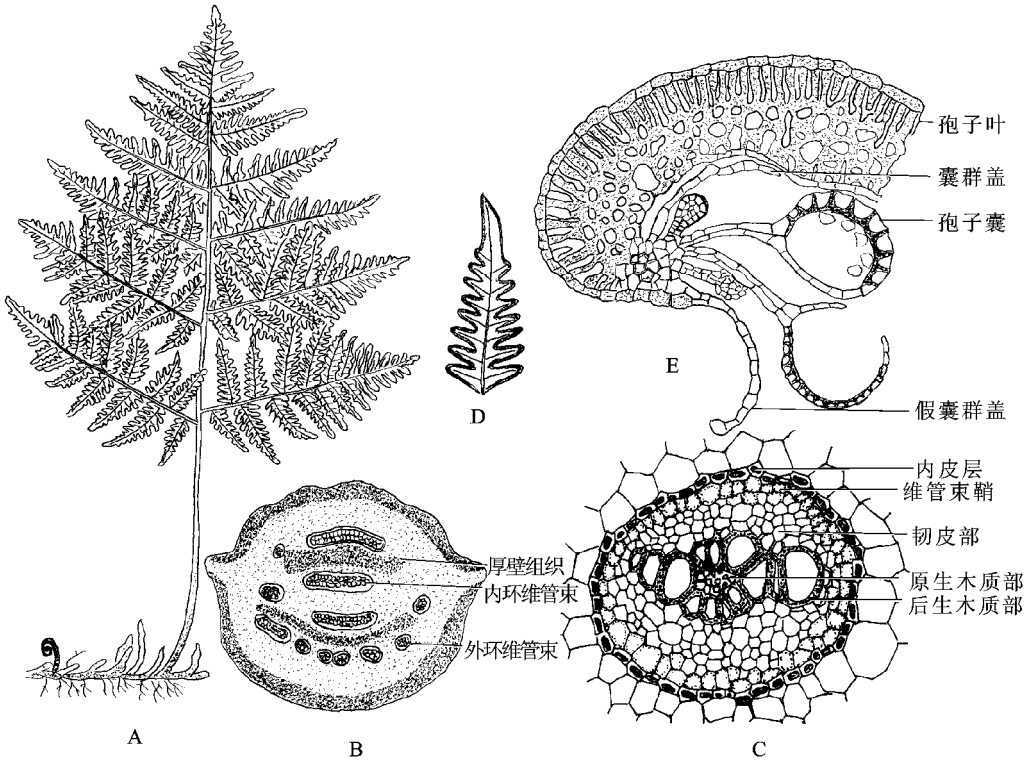


图 11－9　蕨的孢子体

A. **孢子体外形**　B. **根状茎横面**　C. **一个维管束放大**　D. **一个小羽片（背面观），囊群线形边缘生，具假囊群盖**　E. **一个小羽片横切面一部分**

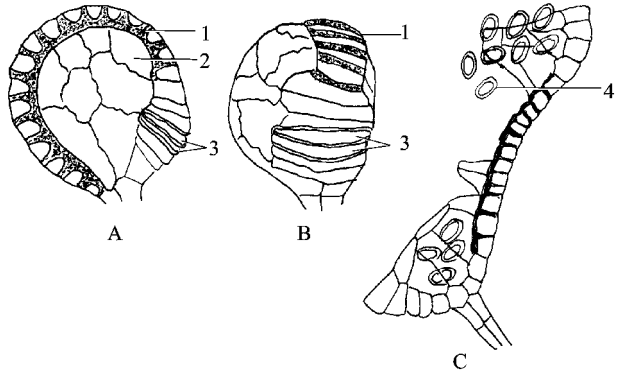


图 11－10　蕨孢子囊的结构及其开裂

A，B. **孢子囊的不同观测面**　C. **孢子囊的开裂**
1. **环带**　2. **薄壁细胞**　3. **唇细胞**　4. **孢子**

孢子在适宜的条件下萌发产生配子体(原叶体)。蕨的配子体为绿色,自养,宽约 0.5 ~ 1 cm,心形,有凹入处为前方,腹面生有许多单细胞假根,两性。在腹面近凹入处附近产生数个颈卵器,其腹部埋于配子体组织中,仅颈部露出。在腹面的其他部位均可产生突出表面的球形的精子器,内产多数具有数十条鞭毛的螺旋形精子。在有水的条件下,精子进入颈卵器与卵融合,完成受精过程。受精卵经分裂发育成胚,并继续发育成幼小孢子体和长成大的新一代孢子体(图 11-11)。蕨的生活史为孢子体占优势的异形世代交替,孢子减数分裂,孢子体和配子体都可独立生活。

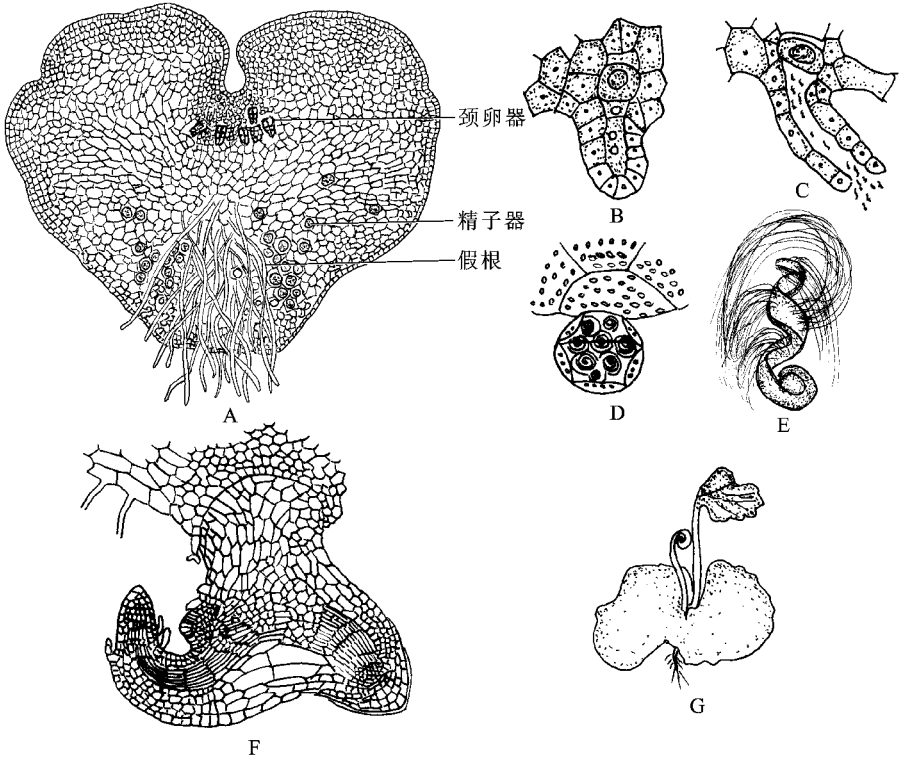


图 11-11　蕨的配子体和有性生殖

A. 配子体腹面观　B,C. 颈卵器放大　D. 精子器放大
E. 精子　F. 胚　G. 从配子体腹面向上长出的幼孢子体

真蕨类植物很多,其他常见种类有海金沙(*Lygodium japonicum* Sw.)、芒萁[*Dicranopteris dichotoma*(Thunb.)Bernh.]、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris* L.)、井栏边草(*Pteris multifida* Poir.)、贯众(*Cyrtomium fortunei* J. Sm.)、桫椤[*Alsophila spinulosa*(Hook.)Tryon]、瓦韦[*Lepisorus thunbergianus*(Kaulf.)Ching]、槐叶苹[*Salvinia natans*(L.) All.]、满江红[*Azolla imbricata* (Roxb.)Nakai]等(图 11-12)。

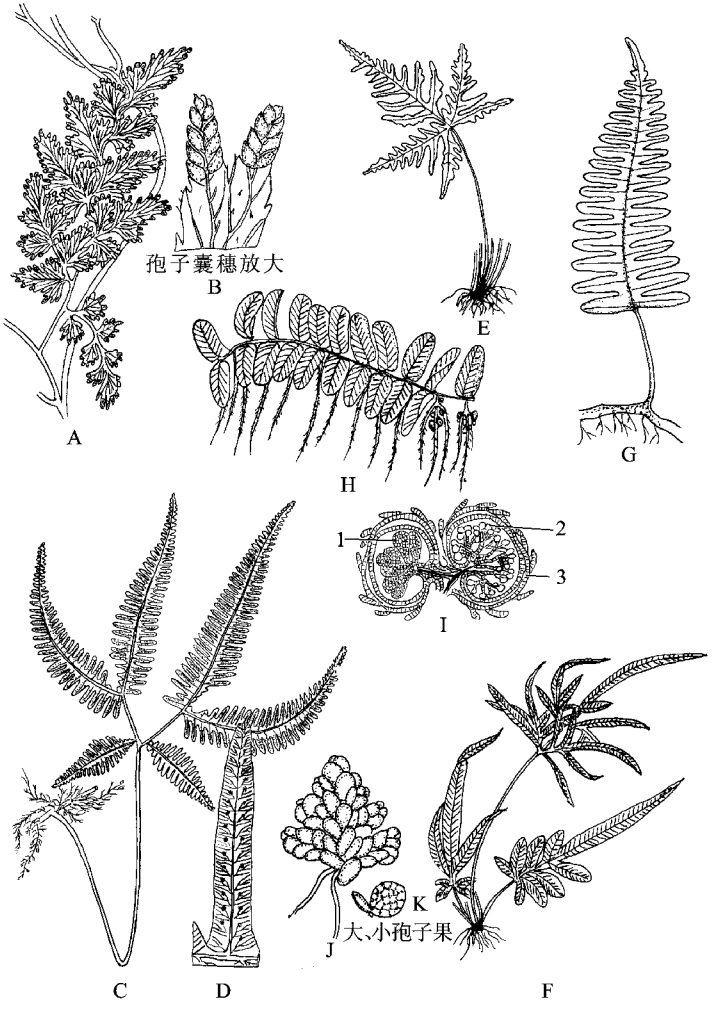


图 11－12　常见真蕨亚门的代表种类

A,B. **海金沙**　C,D. **芒萁**　E. **银粉背蕨**　F. **井栏边草**　G. **水龙骨**　H,I. **槐叶苹**　J,K. **满江红**
1. **大孢子果中的大孢子囊**　2. **小孢子果中的小孢子囊**　3. **囊群盖**

第三节　蕨类植物的经济价值

一、药用

据不完全统计,至少有 100 **余种蕨类植物有药用价值,如石松、全草有舒筋活血,祛风散寒,利尿通经之效;海金沙有利尿,通淋和治烫火伤的功效;金毛狗(***Cibotium barometz***)的根茎可补肝肾,强腰膝,除风湿和利尿;骨碎补(***Davallia*

mariesii）有坚骨和补肾功效；肾蕨可用于治感冒咳嗽、肠炎腹泻，以及产后浮肿等病症；蕨可用于驱风湿，利尿解热和治脱肛；银粉背蕨（*Aleuritopteris argentea*）有止血作用；贯众的根状茎可驱虫解毒，治流感，还可作农药；萍有清热解毒，利水消肿，外用治疮痛和毒蛇咬伤；槐叶苹可治虚痨发热、湿疹，外敷治丹毒等。

二、食用

多种蕨类可食用。著名的种类如蕨、紫萁、荚果蕨、菜蕨（*Callipteris esculenta*）、毛轴蕨（*Pteridium revolutum*）等多种蕨类的幼叶可食。蕨的根状茎富含淀粉，可食用和酿酒。桫椤茎干中含的胶质物也可食用。

三、指示植物

（一）土壤指示蕨类

如铁线蕨、凤尾蕨（*Pteris*）等属中的一些种为强钙性土壤的指示植物；芒萁属为酸性土指示植物。

（二）气候指示蕨类

如桫椤（见彩色插图Ⅰ）生长区域表明为热带亚热带气候地区；巢蕨、车前蕨的生长地表明为高湿度气候环境。

（三）矿物指示蕨类

如木贼科的某些种可作为某些矿物（金）的指示植物。对勘探某些矿藏有参考价值。

四、工农业上的用途

（一）工业上的用途

石松的孢子可作冶金工业上的脱模剂，还可用于火箭、信号弹、照明弹的制造工业上，作为突然起火的燃料。

（二）农业上的用途

有的水生蕨类为优质绿肥，如满江红，由于叶内有共生的固氮蓝藻可以固定大气中的氮，因而可提高稻田氮素营养，也可用来作绿肥。同时，它还是家畜家禽的优质饲料。蕨类植物大多含有单宁，不易腐烂和发生病虫害，常用于苗床的覆盖材料。

五、观赏价值

许多蕨类植物形姿优美，具有很高的观赏价值，为著名的观叶植物类。如铁线蕨、巢蕨属（*Neottopteris*）、鹿角蕨属（*Platycerium*）、桫椤、荚果蕨、肾蕨等。

六、科学研究上的价值

由于蕨类植物有许多特点，如它们的配子体可以独立生活，容易培养，周期短，性器官和受精过程易于观察和操作等，所以它们是研究配子体性别决定、分化、性器官发育和受精过程的好材料，而且也为运用分子生物学的手段进行研究提供了方便。现在已知，水蕨属（*Ceratopteris*）就被认为是非常好的研究植物性别决定的模式植物，它已越来越多的引起了广大学者的重视。

窗口

顶枝学说和陆生植物叶的起源

蕨类植物是陆地上最早的陆生植物。至目前为止，所发现的最古老的蕨类化石是距今 3 亿 9 千 5 百万年前的晚志留纪的光蕨（*Cooksonia*）。在稍晚的泥盆纪又发现了菜尼蕨（*Rhynia*）类植物化石。这些植物均无叶和真根。至石松类、楔叶类和真蕨类才分别产生了小型叶和大型叶。对于小型叶和大型叶是怎样发生的问题则有各种不同的解释，这里重点介绍顶枝学说（telome theory）的理论。

顶枝学说是 1930 年由齐默尔曼（W. Zimmerman）提出的，后来又经过多年的不断修改和完善。Zimmerman 选择 *Rhynia* 作为原始陆生植物的例子，他认为 *Rhynia* 的孢子体是由“中干”和“顶枝”组成的（图 11－13）。一个顶枝就是末端的二叉分枝，其中枝端产生孢子囊者称能育顶枝，无孢子囊者称不育顶枝。中干则是轴上的 2 个连续二叉分枝之间的“节间”区域。如果顶枝继续生长，则又新产生出顶枝，原来的顶枝又成为中干。地下二叉状分枝的根状茎同样是由顶枝和中干组成，在顶枝上有假根。根据 Zimmerman 的理论，原始的 *Rhynia* 顶枝系统经过一系列的演化过程形成小型叶和大型叶。他认为小型叶和大型叶都是由原始复合顶枝的次要二叉分枝部分发展而来。大型叶的演化过程为顶枝系统的“耸出”（overtopping）（或超越）、“扁化”（planation）和“蹼化”（webbing）而成（图 11－14）。小型叶的形成过程为顶枝系统的“耸出”、“退化”、“扁化”而成（图 11－15）。

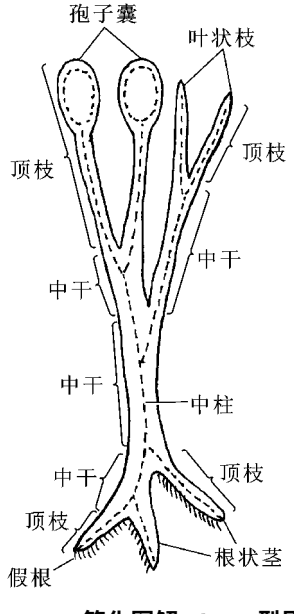


图 11－13　简化图解 *Rhynia* 型原始维管陆生植物的一般器官学（自 W. Zimmerman，Die Telomtheorie）

值得注意的是齐默尔曼关于小型叶起源的系统发育概念，不仅包括石松类的叶，还包括楔叶亚门和松柏类植物的针叶。

对于小型叶的起源还有一种学说进行解释即“突出学说”（enation theory）。该学说认为从无叶的 *Rhynia* 首先发展出在茎表产生无叶迹的突起，再从原生中柱侧生

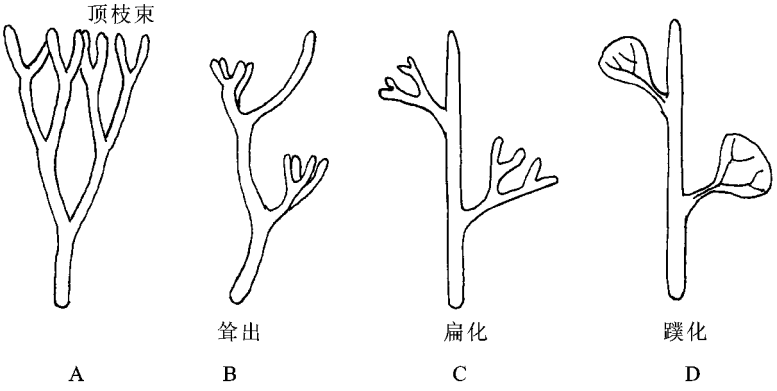


图 11－14 顶枝学说对大型叶起源的解释

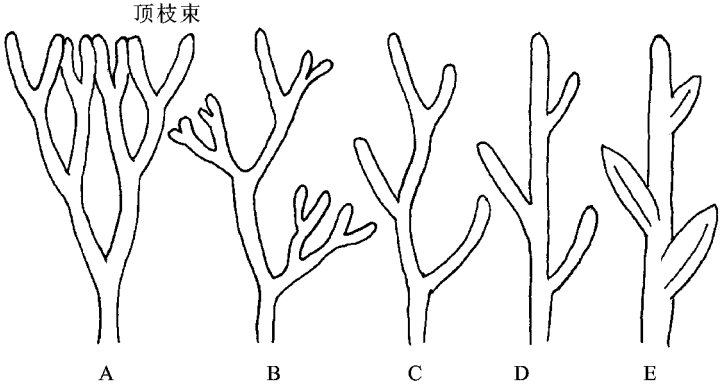


图 11－15 顶枝学说对小型叶起源的解释

A. 二叉分枝的体轴,顶端为顶枝束 B. 合轴分枝上顶枝聳出
C. 顶枝束退化成 1 个顶枝 D,E. 顶枝扁化,内有维管束

出维管束,但并未到达叶子,最后单条叶迹延伸至叶片中,成单条叶脉(图 11－16)。上述过程中的证据是一些松叶蕨类植物仅具茎表的突起附属物,而无叶脉。在已绝灭的石松类植物中,如星木属仅有叶迹,而在突起中尚无叶脉 ,现在石松亚门的植物则为典型的具单条叶脉的小型叶。但该学说并不能说明大型叶的起源。

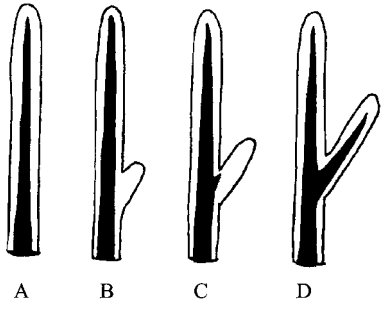


图 11－16 突出学说对小型叶起源的解释

(自 Lemoique,Bull Mens Soc Linn Lyon,1968,37(9) 367)

参考文献

1. Wilson C L. Telome theory. Bot. Rev,1953,19:417~437
2. Zimmerman W. Main results of the"telome theory". The Paleogotanist,1953,1:456~470
3. Zimmerman W. Die phylogenie der pflanzen. 2ed. Stuttgart:Gustav Fischer Verlag,1959
4. Zimmerman W. Die telomtheorie. Stuttgart:Gustav Fischer Verlag,1965
5. [美]福斯特 A S,小吉福德 E M. 维管植物比较形态学. 李正理,张新英,崔克明译. 北京:科学出版社,1983

(周云龙　北京师范大学生命科学学院　教授)

思考与探索

1. 蕨类植物和真核藻类相比有何进步特征？它们在形态结构和适应陆地生活上比苔藓植物有哪些进一步的发展和完善？和种子植物相比(参看第二章、十二章和十三章)有哪些原始的性状？
2. 蕨类植物中涉及的中柱、大型叶、小型叶、一型叶、二型叶、营养叶(不育叶)、孢子叶(能育叶)、单叶、复叶、同形孢子、异形孢子等重要概念的含义是什么？
3. 怎样认识蕨类植物(包括古代和现代的蕨类植物)的经济价值以及与人类的关系？
4. Zimmerman 关于陆生植物叶起源的顶枝学说的基本内容是什么？你认为还需要进一步探讨哪些问题？
5. 查阅文献资料,了解现在蕨类植物分子生物学方面的研究状况,有何著名代表植物？
6. 根据蕨类植物的某些特点,你认为用蕨类植物作材料特别适于开展哪些方面的研究工作？

第十二章

裸 子 植 物
（Gymnosperm）

提 要　裸子植物是介于蕨类植物和被子植物之间的维管植物，是具有颈卵器，能产生种子，种子外没有果皮包被的植物类群。本章论述了裸子植物的主要特征，并以松属为例详细叙述了裸子植物的生活史。对于裸子植物的分类采用了郑万钧系统，介绍了苏铁纲、银杏纲、松杉纲和买麻藤纲中的常见科属代表，其中重点介绍了松杉纲中的松科、杉科和柏科的差异及代表种。此外对裸子植物的经济价值作了简要的介绍。本章的‘ 窗口 ’为‘ 裸子植物的双受精 ’现象，分析了某些裸子植物中双受精的过程、特点，并和被子植物的双受精进行了比较。

第一节　裸子植物的主要特征

我们日常生活中见到的松、柏、银杏、苏铁等都是裸子植物。裸子植物与蕨类植物相比进化水平更高，其主要特征如下。

一、孢子体发达

裸子植物均为木本植物，大多数为单轴分枝的高大乔木，少数为灌木、亚灌木，稀为木质藤本；主根发达，形成强大的根系；维管系统发达，具有形成层和次生生长；木质部大多数只有管胞，韧皮部只有筛胞而无筛管和伴胞；叶多为针形、条形或鳞形，极少数为扁平的阔叶；叶表皮有较厚的角质层和下陷的气孔，气孔单列成气孔线，多条气孔线紧密排列成浅色的气孔带（stomatal band）。

二、具有裸露的胚珠

胚珠是种子植物特有的结构，它是由珠心和珠被组成的，珠心相当于蕨类植物的大孢子囊，珠被是珠心外的保护结构，在裸子植物中为单层。裸子植物的胚珠裸

露，不为大孢子叶所形成的心皮所包被。胚珠成熟后形成种子。种子由胚、胚乳和种皮组成，包含有 3 个不同的世代：胚来自受精卵，是新的孢子体世代（$2n$）；胚乳来自雌配子体，是配子体世代（n）；种皮来自珠被，是老的孢子体世代（$2n$）。但种子裸露，外面没有果皮包被，故称裸子植物。种子的产生对植物的繁衍具有重要的意义，首先，种皮对胚有很好的保护作用，使胚免受外界环境的损伤，大大延长了种子的寿命；其次，胚乳又为胚萌发阶段提供了丰富的营养保证。

三、孢子叶聚生成球花

裸子植物的孢子叶（sporophyll）大多聚生成球果状（strobiliform），称为球花（cone），或孢子叶球（strobilus）。球花单生或多个聚生成各种球序，通常都是单性，同株或异株。雄球花（male cone）又称小孢子叶球（staminate strobilus），由小孢子叶（雄蕊）聚生而成，每个小孢子叶下面生有小孢子囊（花粉囊），内有多个小孢子母细胞（花粉母细胞），经减数分裂产生小孢子（单核期的花粉粒），再由小孢子发育成雄配子体（花粉粒）。雌球花（female cone）又称大孢子叶球（ovulate strobilus），由大孢子叶（心皮）丛生或聚生而成。大孢子叶为羽状（苏铁）或变态为珠鳞（ovuliferous scale）（松柏类）、珠领（collar）（银杏）、珠托（红豆杉）、套被（罗汉松）。大孢子叶的腹面（近轴面）生有一至多个裸露的胚珠。珠心（大孢子囊）中有 1 个大孢子母细胞经减数分裂产生 4 个大孢子，但仅远珠孔端的 1 个大孢子发育成雌配子体。

四、配子体退化，寄生在孢子体上

雄配子体是由小孢子发育成的花粉粒，在多数种类中仅由 4 个细胞组成：2 个退化的原叶细胞、1 个生殖细胞和 1 个管细胞。雌配子体由大孢子发育而来，除百岁兰属（*Welwitschia*）、买麻藤属（*Gnetum*）外，雌配子体的近珠孔端均产生 2 至多个颈卵器，但结构简单，埋藏于雌配子体中。颈卵器通常有 4 个颈细胞，内有 1 个卵细胞和 1 个腹沟细胞，无颈沟细胞，比蕨类植物的颈卵器更加退化。雌、雄配子体均无独立生活的能力，完全寄生在孢子体上。

五、形成花粉管，受精作用不再受水的限制

裸子植物的雄配子体即花粉粒，通常由风力传播，经珠孔直接进到胚珠，在珠心上方萌发，形成花粉管，进入胚囊，将由生殖细胞所产生的 2 个精子直接送到颈卵器内，其中 1 个具有功能的精子和卵细胞结合，完成受精作用。因此，受精作用不再受到水的限制。值得注意的是麻黄属和买麻藤属具有双受精现象，详见“窗口 裸子植物的双受精”。

六、具有多胚现象

裸子植物中普遍具有两种多胚现象(polyembryony),一种为简单多胚现象(simple polyembryony),即由 1 个雌配子体上的几个颈卵器的卵细胞分别受精,各自发育成 1 个胚,形成多个胚;另一种是裂生多胚现象(cleavage polyembryony),即由 1 个受精卵,在发育过程中原胚细胞分裂为几个胚的现象。

此外,花粉粒为单沟型,有时具有气囊,无 3 沟、3 孔沟或多孔沟的花粉粒。

从上述裸子植物的主要特征看出,由于它们的孢子体有了进一步的组织分化,具有发达的维管系统和根系,特别是产生种子和形成花粉管,受精过程完全摆脱了水的限制,因而使裸子植物能更好的适应陆生环境和繁衍后代,这在植物进化史上可以说是一个新的里程碑,正因如此,它们在中生代迅速发展并取代了蕨类植物在陆地上的优势地位。

19 世纪以前,人们不知道种子植物的繁殖器官中的一些结构和蕨类植物有系统发育上的联系,所以,在裸子植物中,常有两套名词并用或混用。1851 年,德国植物学家荷夫马斯特(Hofmeister)将蕨类植物和种子植物的生活史完全统一起来,人们才知道裸子植物的球花相当于蕨类植物的孢子叶球,前者是由后者发展而来的。现将两套名词对照如下:花(球花)——孢子叶球;雄蕊——小孢子叶;花粉囊——小孢子囊;花粉母细胞——小孢子母细胞;花粉粒(单核期)——小孢子;花粉粒(2 细胞以上)——雄配子体;心皮——大孢子叶;珠心——大孢子囊;胚囊母细胞——大孢子母细胞;成熟的胚囊——雌配子体;胚乳(裸子植物)——部分雌配子体。

第二节 裸子植物的生活史

现以松属(*Pinus*)为例介绍裸子植物的生活史。

一、孢子体和球花

松属植物为单轴分枝的常绿乔木,枝条有长枝和短枝之分,在短枝的顶端生有 1 束针叶,通常 2,3 或 5 针 1 束。叶基部常包有 8 ~ 12 枚膜质芽鳞组成的叶鞘。当孢子体生长到一定的年龄时,在孢子体上生出雄球花和雌球花。

松属植物单性,同株。每年春天,雄球花生于当年生新长枝基部的鳞片叶腋内,每个雄球花由很多小孢子叶螺旋状排列在球花的轴上构成,每个小孢子叶的背面(远轴面)有 2 个小孢子囊(图 12-1)。小孢子囊为厚囊性发育,其内的每个小孢子母细胞,经过减数分裂,形成 4 个小孢子(单核花粉粒),小孢子有 2 层壁,外

壁向两侧突出形成气囊，有利于风力传播。

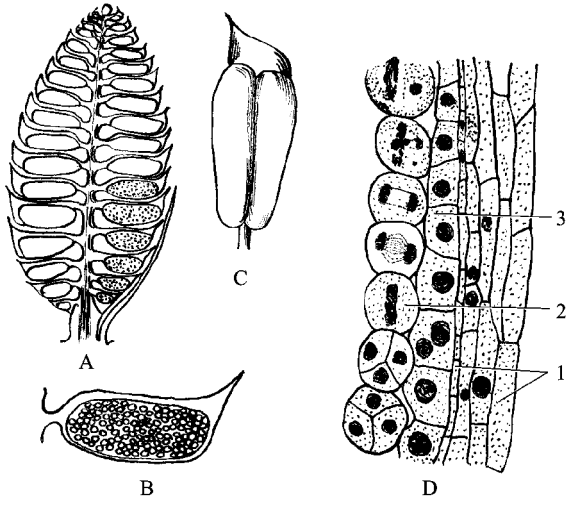


图 12－1　松属的小孢子叶球

A. 雄球花纵切面　B. 小孢子叶切面观　C. 小孢子叶背面观　D. 小孢子囊部分切面

1. 小孢子囊壁　2. 小孢子母细胞　3. 绒毡层细胞

雌球花单个或几个生于当年生新长枝的近顶端，初生时呈红色或紫红色，后变绿。每个雌球花由许多珠鳞（变态的大孢子叶）螺旋状排列在球花的轴上所构成，其远轴面基部还有一个较小的薄片，称为苞鳞（bract scale）。每一个珠鳞的近轴面基部着生 2 枚胚珠。胚珠仅 1 层珠被，并在胚珠的顶端形成珠孔。珠心中有一个细胞发育成大孢子母细胞，经过减数分裂，形成 4 个大孢子，排成一列称为“链状四分体”（图 12－3 A～D），但通常只有远珠孔端的 1 个大孢子发育成雌配子体，其余 3 个退化。

二、雄配子体

雄配子体是由小孢子发育而成。小孢子是雄配子体的第一个细胞，在小孢子囊内发育。小孢子经过连续 3 次不等的细胞分裂，形成具有 4 个细胞的花粉粒，即雄配子体。第一次不等分裂产生 1 个大的胚性细胞和 1 个小的第一原叶细胞（prothallial cell），胚性细胞再分裂为 2，产生 1 个小的第二原叶细胞和 1 个大的精子器原始细胞（antheridial），后者又进行一次不等分裂，产生 1 个较小的生殖细胞（generative cell）和 1 个大的管细胞（tube cell），2 个原叶细胞不久退化，仅留痕迹。此时，小孢子囊破裂，花粉粒即散出（图 12－2A～E）。

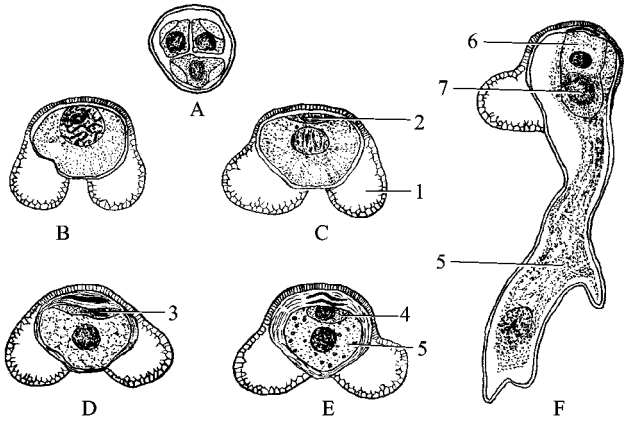


图 12－2　松属雄配子体的发育

A. 小孢子母细胞经减数分裂产生的小孢子四分体　B. 小孢子　C,D. 小孢子萌发成早期的雄配子体　E. 雄配子体　F. 花粉管

1. 气囊　2. 第一原叶细胞　3. 第二原叶细胞　4. 生殖细胞　5. 管细胞核　6. 柄细胞　7. 体细胞

三、雌配子体

由大孢子在珠心内发育而成，首先大孢子体积增大并且产生中央大液泡，细胞核进行分裂，形成 16 ~ 32 个游离核，游离核多少均匀地分布于细胞质中。随着冬季的来临，雌配子体即进入休眠期。第二年春天，雌配子体重新活跃起来，游离核继续分裂，至几千个细胞核时，逐渐由周围向心地形成细胞壁，然后在靠近珠孔端的几个细胞明显膨大，发育为颈卵器原始细胞（archegonial initial cell），各自再经过几次细胞分裂，产生出颈卵器。成熟的雌配子体通常有 2 ~ 7 个颈卵器。每个颈卵

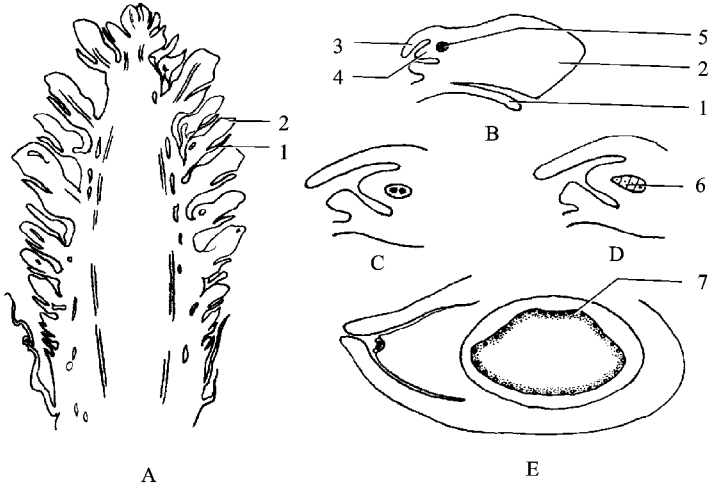


图 12－3　松属大孢子叶及大孢子的发育

A. 雌球花纵切面　B ~ D. 大孢子叶纵切面，表示大孢子母细胞和大孢子的产生　E. 雌配子体游离核时期

1. 苞鳞　2. 珠鳞　3. 珠被　4. 珠心　5. 大孢子母细胞　6. 大孢子　7. 游离核时期的雌配子体

器通常只有 4 个颈细胞、1 个腹沟细胞和 1 个卵细胞(图 12－3)。

四、传粉和受精

传粉在晚春进行,此时雌球花轴稍微伸长,使幼嫩的苞鳞及珠鳞略微张开。花粉粒借风力传播,飘落在胚珠的珠孔一端,粘到由珠孔溢出的传粉滴中,并随着液体的干涸而被吸入珠孔。花粉粒进入珠孔后,管细胞则开始伸长,迅速长出花粉管,雄配子体中的生殖细胞分裂为 2,形成 1 个柄细胞(不育细胞)和 1 个体细胞(精原细胞),当花粉管进入珠心相当距离后暂时停止生长,休眠,等待着雌配子体的成熟(图 12－2 F)。次年春季花粉管继续伸长,此时,体细胞再分裂为 2 个大小不等的精子(图 12－4)。当花粉管伸长至颈卵器,其先端随即破裂,2 个精子、管细胞及柄细胞都一起流入卵细胞的细胞质中,其中一个大的具有功能的精子随即向中央移动,并接近卵核,最后与卵核结合形成受精卵,这个过程称为受精(图 12－5A)。受精完成后,较小的精子、管细胞和柄细胞最后解体。

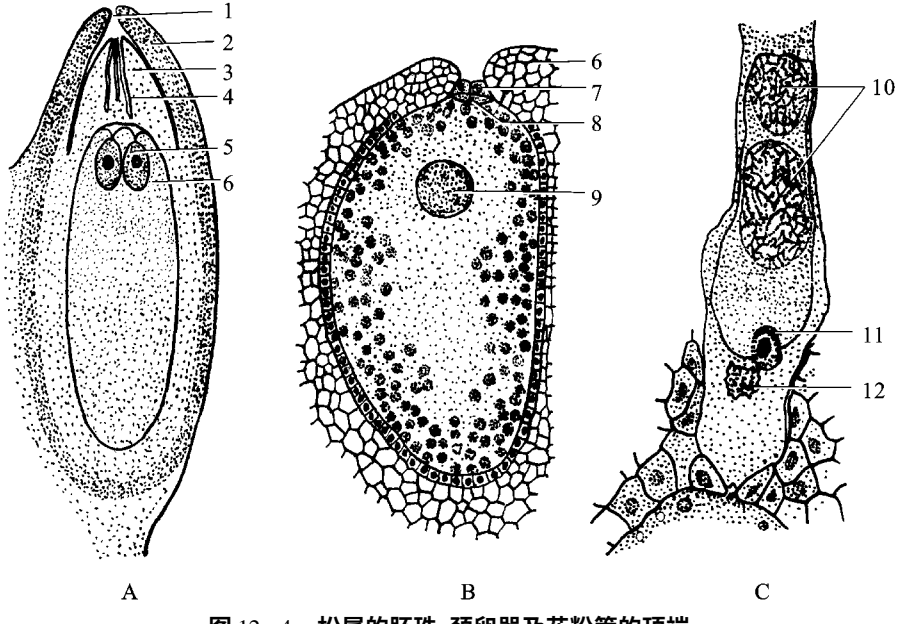


图 12－4　松属的胚珠、颈卵器及花粉管的顶端

A. 胚珠的纵切面　B. 颈卵器放大　C. 花粉管的顶端,表示花粉管进入颈卵器以前的状态
1. 珠孔　2. 珠被　3. 珠心　4. 花粉管　5. 颈卵器　6. 雌配子体
7. 颈细胞　8. 腹沟细胞　9. 卵核　10. 精核　11. 柄细胞　12. 管核

五、胚胎发育和成熟

松属的受精卵经过分裂和分化,到胚的发育成熟过程较为复杂,通常可以将其分为原胚阶段、胚胎选择阶段、胚的组织分化和成熟、种子的形成等 4 个阶段。

（一）原胚阶段

从受精卵开始，到形成由 16 个细胞组成的原胚为原胚阶段。其主要过程是：首先受精卵连续进行 3 次核分裂，形成 8 个游离核，这 8 个游离核在颈卵器的基部排成上下两层，每层 4 个 细胞壁开始形成，但上层的 4 个细胞上部不形成细胞壁，使这些细胞的细胞质与卵细胞质相通，称为开放层，下层的 4 个细胞称为初生胚细胞层。接着开放层和初生胚细胞层各自再分裂 1 次，这样就形成 4 层共 16 个细胞，自上而下分别称为上层、莲座层、初生胚柄层和胚细胞层，即为原胚（proembryo）。

（二）胚胎选择阶段

胚柄系统的发育和多胚现象的产生是这个阶段的主要特征。原胚的上层在初期有吸收作用，不久解体 莲座层在数次分裂之后也消失 ;初生胚柄层的 4 个细胞不再分裂而伸长，称为初生胚柄（primary suspensor），其伸长使胚细胞层穿过颈卵器基部的胞壁进入雌配子体组织中。在初生胚柄细胞继续延长时，胚细胞层的细胞也进行横分裂，其中所产生的与初生胚柄相连的一些细胞伸长，发育为次生胚柄（secondary suspensor）。由初生胚柄和次生胚柄组成多回卷曲的胚柄系统。次生

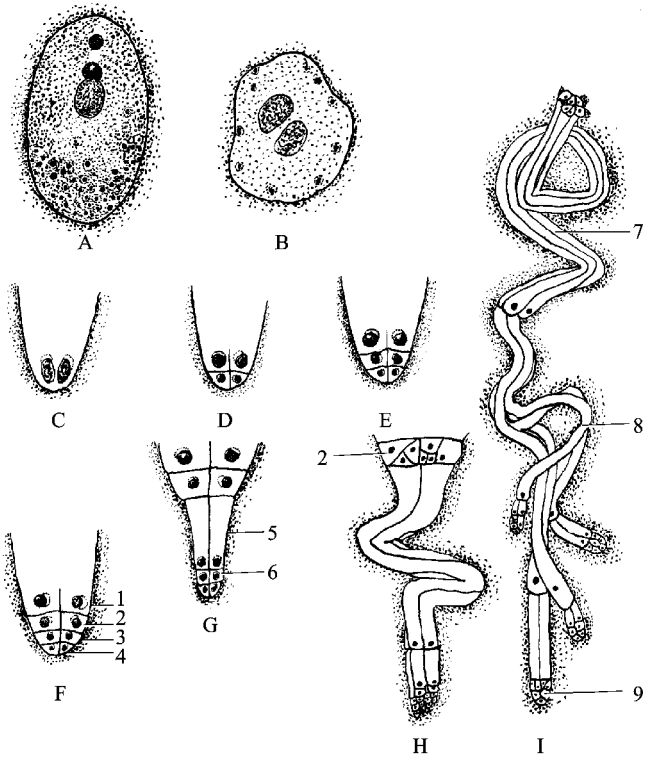


图 12－5　松属的胚胎发育过程

A. 正在受精的卵细胞　B. 受精卵核分裂为 2　C. 4 核原胚　D. 8 细胞原胚　E. 12 细胞原胚　F. 16 细胞原胚　G. 初生胚柄细胞伸长和次生胚柄细胞的形成　H. 原胚的下端开始分裂（裂生多胚）　I. 经裂生后所形成的 4 竞争胚系列

1. 上层　2. 莲座层　3. 胚柄层　4. 胚细胞层　5. 初生胚柄细胞　6. 次生胚柄细胞　7. 初生胚柄　8. 次生胚柄　9. 胚

胚柄最前端连着胚细胞层，不久，次生胚柄的细胞彼此纵向裂开，其顶端的胚细胞彼此纵向分离，各自在次生胚柄顶端发育成 1 个胚，共形成 4 个胚。这种由 1 个受精卵发育而来的 4 个胚的现象称为裂生多胚现象（图 12－5）。松属植物还具有简单多胚现象，有时这两种情况可能同时出现在一个正在发育的种子中。但各个胚胎之间发生生理上竞争，即胚胎的选择，结果最后通常只有 1 个（很少 2 个或更多）幼胚正常分化、发育，成为种子的成熟胚。

（三）胚的组织分化和成熟

胚进一步发育，成为一个伸长的圆柱体，在胚柄一端的根端原始细胞分化出根端和根冠组织，发育为胚根；在远轴区域，分化出下胚轴、胚芽和子叶。成熟的胚（图 12－6 A）包括胚根、胚轴、胚芽和数个至十余个子叶。

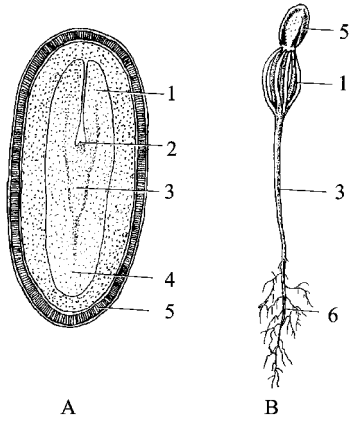


图 12－6　松属成熟的胚、种子和幼苗

A. 种子纵切面　B. 幼苗

1. 子叶　2. 胚芽　3. 胚轴　4. 胚根　5. 种皮　6. 根

（四）种子的形成

随着胚的发育成熟，珠心组织被分解吸收，而往往在珠孔一端还残留着纸状帽形的薄层。胚周围的雌配子体发育为胚乳。珠被发育为种皮并分化为 3 层：外层肉质（或不发达，最后枯萎）、中层石质、内层纸质（图 12－6 A）。胚、胚乳和种皮构成种子。在种子发育成熟的过程中，雌球花也不断地发育，珠鳞木质化而成为种鳞，种鳞顶端扩大露出的部分为鳞盾，鳞盾中部有隆起或凹陷的部分为鳞脐，珠鳞的部分表皮分离出来形成种子的附属物即翅，以利于风力的传播。种子一般要休眠一些时候，然后在适宜的环境条件下，萌发产生幼苗，并进一步发育成新的孢子体（图 12－6 B）。

松属植物的生活史经历的时间长，从开花起到次年 10 月种子成熟历时 18 个月，如果从开花前一年的秋季形成花原基开始，则经历了 26 个月，跨越 3 个年头，即第一年 7—8 月形成花原基，冬季休眠；第二年 3—5 月开花传粉；其后，花粉粒在珠心组织中萌发成花粉管，同时，大孢子形成，发育成游离核时期的雌配子体，冬季休眠；第三年 3 月开始，雌配子体及花粉管继续发育，颈卵器产生，6 月初受精（传粉后 13 个月）；以后，球果迅速长大，胚逐渐发育成熟，10 月，球果和种子成熟。关

于松属植物的生活史可图解如下(图 12－7)。

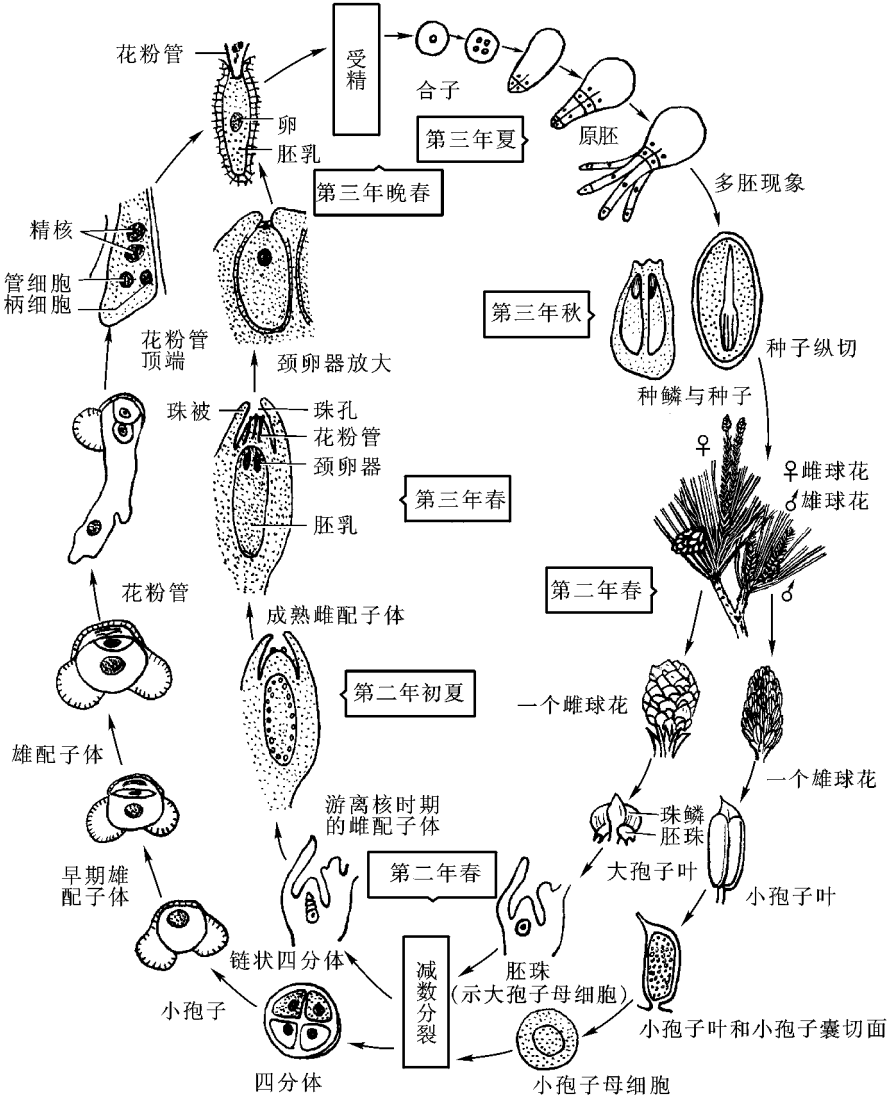


图 12－7　松属生活史图解

裸子植物的双受精

长期以来,双受精作用被看作是被子植物独有的特征(参见第五章)。通常,裸子植物的受精从花粉管释放至卵内的两个精子其中一个与卵核融合,即仅发生一次受精。直至 20 世纪 90 年代,Friedman W. E. 和 Carmichael J. S. 对裸子植物的麻黄属和买麻藤属进行的受精过程的研

究，运用组织学、细胞学和超微结构的方法，证明了在这两属存在有规律的双受精。下面以麻黄属为例说明。

麻黄属雌配子体的发育与基准的被子植物（雌配子体发育为单孢子的蓼型胚囊特征）相似，但在雌配子体中发育数个颈卵器，即一雌配子体中有多数的卵进行受精。在研究过的两个种——粗麻黄（*Ephedra nevadensis*）和长叶麻黄（*Ephedra trifurca*）中，受精过程表现是一致的。当精子进入卵时，腹沟核仍然存在及处于靠卵的顶部。卵核位于近中部细胞质浓厚的区域，这里有大量含 DNA 的细胞器。在受精过程中，花粉管进入颈卵器内，将两个精核释放至卵细胞内。第一精核向卵核移动并与之接触。其后这一对配子核移动至先前卵细胞的基部，即合点端，在这里它们融合形成一核，即合子核。与此同时，发生第二受精。在第一精核与卵核接触后不久，腹沟核与第二精核一前一后开始向合点端移动及彼此建立接触。这一对核到达距卵细胞顶端约 1/3 至 1/4 处停下来，在这里进行融合。双受精的结果，第一受精产物（合子核）位于先前卵细胞的合点端，第二受精产物（从腹沟核与第二精核融合的核）处于靠珠孔端（图 12－8）。第一和第二受精产生的核都是二倍体的。

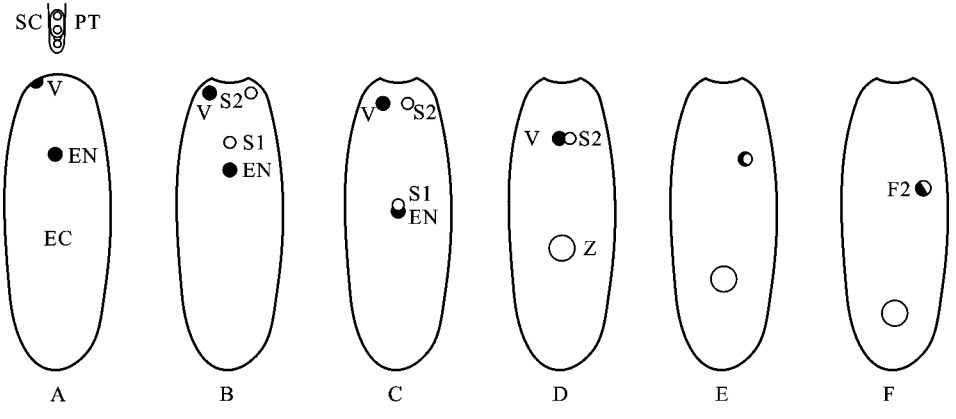


图 12－8　图解示在粗麻黄中的双受精作用（自 Friedman）

A. 含精细胞的花粉管生长至卵　B～D. 第一精核与卵受精产生一个合子核的过程　D～F. 合子核转移至先前卵细胞的基部　C～F. 腹沟核从卵细胞的顶端位移及与第二精核融合的过程　EC. 卵　EN. 卵核　F2. 第二受精　PT. 花粉管　SC. 精细胞　S1. 第一精核　S2. 第二精核　V. 腹沟核　Z. 合子核

第一受精和第二受精产生的合子核都进行有丝分裂。连续两次分裂的结果，形成 8 个游离核。其中第一受精产生的 4 核（来源于真正的合子）位于先前卵细胞的基部，其余的 4 核是由第二受精产生，处于先前卵细胞的上半部。在 8 核时期之后，接着形成成膜体包围每一个原胚核。细胞壁的形成将 8 核各自与先前卵细胞其余的细胞质分开。通常每一受精的颈卵器形成 8 个细胞的原胚（图 12－9）。8 个原胚核中有 4 个是真正的合子核衍生的，另 4 个是第二受精的产物。由于腹沟核与卵核同是由卵细胞的前细胞——中央细胞核有丝分裂产生的姊妹核，两个精核也是姊妹核，因此两组原胚在遗传上是等同的。在种子中最终只 1 个胚发育至成熟。

买麻藤属的显轴买麻藤（*Gnetum gnemon*）也证明了双受精作用经常发生（详细过程这里从略）。双受精形成的 2 个合子都可启动原胚发生。在 1 个胚珠中虽然有 2 个原胚，但最终仅 1 胚存活，这是与麻黄属相似的。

以基准的被子植物（basal angiosperm，即以单孢子的蓼型胚囊雌配子体特征为代表）与基准的买麻藤目（basal Gnetales，即以麻黄属雌配子体特征为代表）的双受精作比较，可以看到一些关

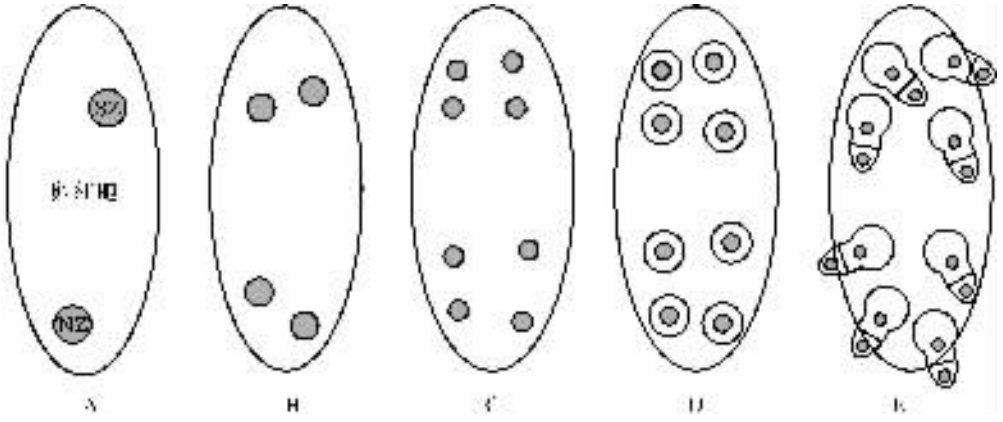


图 12－9　麻黄属早期原胚的发育图解(自 Friedman)

A. 双受精的结果,产生 1 个正常的合子核(NZ)和 1 个超数合子核(SZ)　B～C. 合子核与超数合子核各自进行有丝分裂,产生 2 核和 4 核(游离核原胚)　D. 两组的核被细胞壁包围,形成 8 个单细胞/单核的原胚　E. 每一原胚开始细胞的发育形态

键的发育事态是相似的。第一,参与受精的 2 个精子同是来源于 1 个花粉管;第二,参与第二受精作用的雌性核同是卵的姊妹核,即在被子植物中为 2 个极核中的 1 个,在麻黄属为腹沟核。因此,从遗传的观点,基准的被子植物与基准的买麻藤目的第一和第二受精产物在遗传上是等同的。在这两群植物中,第一受精同样是产生 1 个二倍体的正常胚。第二受精产物虽然不同,在基准被子植物中产生三倍体的胚乳(精核 + 卵的姊妹核 + 非卵的姊妹核),而在买麻藤目中产生 1 个二倍体的超数胚(supernumerary embryo)(精核 + 卵的姊妹核),然而胚乳与超数胚在等位基因水平上也是等同的。由此分析,有的学者从演化的观点,认为在种子植物中裸子植物的双受精是初级的形式,而在被子植物世系中进化的变异,超数胚改变为 1 个营养的结构,即胚乳。胚乳代表超数胚的高度变异的进化衍生物。

参考文献

1. 胡适宜. 被子植物受精作用研究的历史及双受精的起源. 见:胡适宜,杨弘运主编. 被子植物受精生物学. 北京:科学出版社,2002. 1～15

2. Friedman W E. Double fertilization in nonflowering seed plants and its relevance to the origin of flowering plants. Int Rev Cyt 140. San Diego: Academic Press Inc,1992. 319～355

(胡适宜　北京大学生命科学学院　教授)

第三节　裸子植物的分类和常见科属代表

裸子植物发生的历史悠久,在中生代最为繁盛,到现在大多数种类已经灭绝,仅存近 800 种。在植物分类系统中,通常把裸子植物作为 1 个自然类群,即裸子植物门(Gymnospermae)。根据《中国植物志》第七卷,现代裸子植物分为苏铁纲(Cycadopsida)、银杏纲(Ginkgopsida)、松杉纲(Coniferopsida)及买麻藤纲(倪藤纲)

（Gnetopsida）[或盖子植物纲（Chalmydospermopsida）] 4 纲，9 目，12 科，71 属，近 800 种。我国是裸子植物种类最多、资源最丰富的国家，有 4 纲，8 目，11 科，41 属，约 240 种，引种栽培 1 科，7 属，约 50 余种，其中有不少是第三纪的子遗植物，或称“活化石”植物。

一、苏铁纲（Cycadopsida）

常绿木本，茎干粗壮，常不分枝，大型羽状复叶，簇生于茎顶，球花顶生，雌雄异株，游动精子具有多数鞭毛。染色体 X = 8，9，11，13。

本纲现存仅 1 目，3 科，11 属，约 209 种，分布于热带及亚热带地区。我国有苏铁属（*Cycas*）1 属，约 15 种。

苏铁科（Cycadaceae）

常绿乔木，茎干直立，常不分枝，羽状复叶集生于茎的顶端，雌雄异株。染色体 X = 11。

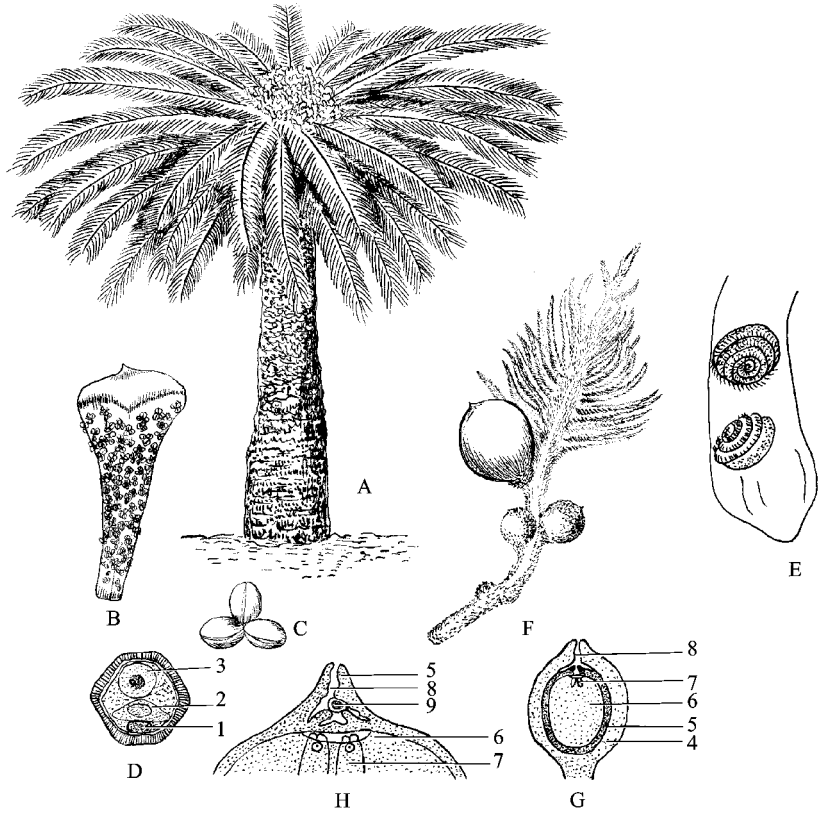


图 12－10　苏铁

A. 植株外形　B. 小孢子叶　C. 聚生的小孢子囊放大　D. 雄配子体（花粉粒）　E. 花粉管顶端（放大，示精子）　F. 大孢子叶　G. 胚珠纵切面　H. 珠心及雌配子体的部分放大
1. 原叶细胞　2. 生殖细胞　3. 花粉管细胞（吸器细胞）　4. 珠被　5. 珠心　6. 雌配子体　7. 颈卵器　8. 贮粉室　9. 贮粉室内的花粉粒

本科在我国最常见的是苏铁属的苏铁(*C. revoluta* Thunb.)(图 12－10),主干柱状,通常不分枝,顶端丛生大型的羽状复叶,幼叶拳卷,叶基宿存。茎中具有发达的髓部和厚的皮层。网状中柱,内始式木质部,形成层的活动期较短,后为由皮层相继发生的形成层环所代替。雌雄异株。小孢子叶扁平、肉质,紧密地螺旋状排列成圆柱形的雄球花,单生于茎顶。每个小孢子叶下面有许多个由 3 ~ 5 个小孢子囊组成的小孢子囊群。小孢子囊为厚囊性发育,囊壁由多层细胞构成,成熟时借表皮细胞壁不均匀增厚而纵裂。成熟的花粉粒含 1 个原叶细胞、1 个管细胞和 1 生殖细胞共 3 个细胞。以后生殖细胞分裂为大的体细胞和小的柄细胞。体细胞又分裂为 2,并发育为 2 个精子。成熟的精子为陀螺形,多鞭毛,长可达 0. 3 mm,是生物界中最大的精子。雌球花由大孢子叶丛生于茎顶形成,大孢子叶密被褐黄色绒毛,上部羽状分裂,下部成狭长的柄,柄的两侧生有 2 ~ 6 枚胚珠。胚珠直生,珠被 1 层,珠心厚,珠心的顶端有内陷的花粉室。成熟的种子橘红色,珠被分化为 3 层种皮:外层肉质较厚;中层为石细胞所组成的硬壳;内层为薄纸质。胚具有 2 枚子叶,埋藏于充满营养物质的雌配子体发育而来的胚乳中。

苏铁树形优美,为我国常见的观赏树种,北方盆栽。茎内髓部富含淀粉,可供食用。种子含油和淀粉,微毒,可供食用和药用。

二、银杏纲(Ginkgopsida)

落叶乔木,枝条有长、短枝之分。叶为扇形,先端二裂或波状缺刻,具有分叉的脉序,叶在长枝上互生,在短枝上簇生。球花单性,雌雄异株,精子具有多鞭毛。种子核果状。染色体:X = 12。

本纲现存仅 1 目,1 科,1 属,1 种,为我国特产,国内外广泛栽培。

银杏科(**Ginkgoaceae**)

银杏(*Ginkgo biloba* L.)(图 12－11)为落叶乔木,树干高大,枝分顶生营养性长枝和侧生生殖性短枝。茎中央髓不显著,次生木质部发达,年轮明显。球花单性,异株,均生于短枝顶端。雄球花呈柔荑花序状,生于短枝顶端的鳞片腋内。小孢子叶有短柄,柄端有 2(稀 3 ~ 7)个小孢子囊。花粉粒成熟时,内含 4 个细胞:2 原叶细胞、1 生殖细胞和 1 管细胞,但原叶细胞之一已退化。精子也具有鞭毛,但体积较小。雌球花简单,通常仅有 1 长柄,柄端有 2 个环行扩大的珠领(collar),即大孢子叶,上面各生 1 个直生胚珠,但通常只有一个成熟。种子近球形,熟时黄色,外被白粉,种皮分化为 3 层:外种皮厚,肉质,并含有油脂及芳香物质;中种皮白色骨质,具有 2 ~ 3 纵脊;内种皮红色,纸质。胚乳肉质。胚具有 2 片子叶,有后熟现象,种子萌发时子叶不出土。

银杏为我国特产的著名的中生代子遗植物,现已广泛栽培于世界各地。目前仅知道在浙江西天目山有野生状态的银杏树。银杏的树形优美,寿命很长,可作行道树和园林绿化的珍贵树种,木材可供建筑用材,种仁可食用(多食易中毒)和药用,叶中含有多种活性物质,其提取物是生产治疗心脑血管疾病和抗衰老、抗痴呆

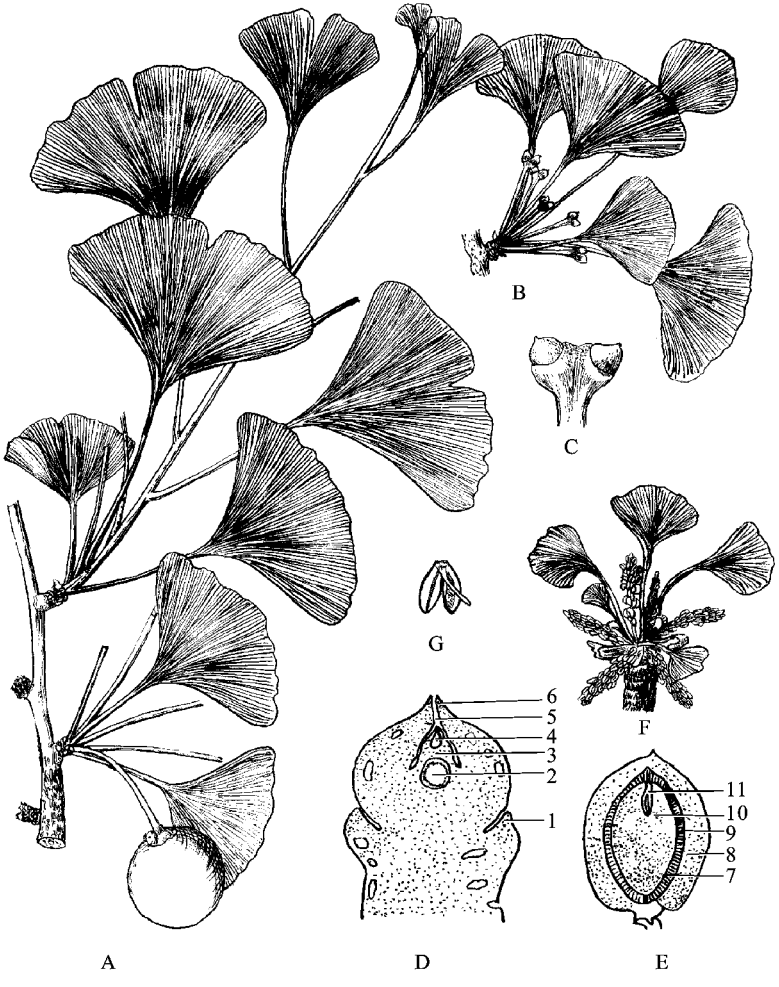


图 12－11　银杏

A. 长短枝及种子　B. 生雌球花的短枝　C. 雌球花　D. 胚珠和珠领纵切面　E. 种子纵切面
F. 生雄球花的短枝　G. 小孢子叶
1. 珠领　2. 雌配子体　3. 珠心　4. 贮粉室　5. 珠孔　6. 珠被　7. 内种皮　8. 外种皮
9. 中种皮　10. 胚乳　11. 胚

等症的特效药。

三、松杉纲（Coniferopsida）

常绿或落叶乔木，稀为灌木。茎多分枝，常有长短枝之分。茎的髓部小，次生木质部发达，由管胞组成，无导管，具有树脂道（resin canal）。叶针形、钻形、刺形或鳞形，稀为条形或披针形。球花单性，同株或异株。雄球花单生或组成花序，由多数小孢子叶组成，每个小孢子叶通常具有 2 ~ 9 个小孢子囊，精子无鞭毛。雌球花由三至多数珠鳞组成，胚珠生于珠鳞的近轴面，或 1 ~ 2 胚珠生于盘状或漏斗状的

珠托上,或由囊状或杯状的套被所包围。雌球花成熟时形成球果或种子核果状。胚具有子叶 2 ~ 18 枚,胚乳丰富。松杉纲的植物的叶多为针形,故称为针叶树或针叶植物(conifer)。

松杉纲是现代裸子植物中数目最多,经济价值最大,分布最广的一个类群,有 7 科,51 属,约 600 余种,隶属于 4 目,即松柏目(Pinales)、罗汉松目(Podocarpales)、三尖杉目(Cephalotaxales)、红豆杉目(Taxales)。我国有 6 科,23 属,约 150 种。

(一) 松科(Pinaceae)

乔木,叶针形或线形,针形叶常 2 ~ 5 针一束,生于极度退化的短枝上,基部包有叶鞘;条形叶在长枝上螺旋状散生,在短枝上簇生。球花单性,同株。小孢子叶螺旋状排列,每个小孢子叶有 2 个小孢子囊,花粉多数有气囊。雌球花由多数螺旋状着生的珠鳞与苞鳞所组成,苞鳞与珠鳞分离(仅基部结合),珠鳞的腹面生有两个倒生胚珠,种子具有翅,稀无翅。染色体:X = 12,13,22。

本科是松杉纲中种类最多,经济意义最重要的一科,有 10 属,250 余种,主要分布于北半球。我国有 10 属,90 余种,其中许多是特有属和子遗植物。

松属(*Pinus* L.),常绿乔木,叶针形,通常 2,3,5 针一束,生于短枝的顶端,基部包以叶鞘。球果翌年成熟,种鳞宿存。松属约 100 多种,我国约有 20 多种,分布于全国各地。常见种有:油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)(图 12-12 A ~ E),叶 2 针一束,叶鞘宿存,球果种鳞的鳞盾肥厚,鳞脐凸起具有尖刺,主产华北;马尾松(*P. massoniana* Lamb.),叶 2 针一束,细长柔软,鳞脐微凹无刺,产中部及江南各省区;白皮松(*P. bungeana* Zucc. ex Endl.),叶 3 针一束,叶鞘早落,为我国特有树种,分布于山西、河南、陕西、甘肃、四川及内蒙等地;红松(*P. koraiensis Sieb.* et Zucc.),小枝密被红褐色柔毛,叶 5 针一束,球果成熟后,种鳞不张开,产东北;华山松(*P. armandii* Franch.),小枝无毛,叶 5 针一束,球果成熟后,种鳞张开,产山西、陕西、河南、四川及云南等地。

本科其他重要代表植物还有银杉(*Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang)(图 12-12 F ~ J),著名的活化石植物,常绿乔木,特产于我国广西龙胜和四川南部,为我国的一级保护植物;金钱松 [*Pseudolarix amabilis* (Nelson) Rehd.](图 12-12 K ~ O),落叶乔木,产于我国中部和东南部地区,叶入秋后变为金黄色,为美丽的庭园观赏树种;雪松 [*Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don.],常绿乔木,原产阿富汗至印度,我国广泛栽培,为世界三大庭园树种之一。

(二) 杉科(Taxodiaceae)

常绿或落叶乔木。叶条形、钻形或披针形,螺旋状排列,稀对生,叶同型或两型,稀三型。球花单性,同株。小孢子叶具有 2 ~ 9 个小孢子囊,花粉无气囊。珠鳞与苞鳞半合生(仅顶端分离),能育珠鳞具有 2 ~ 9 枚直生或倒生胚珠,球果当年成熟。种子具有周翅或两侧具有窄翅。染色体:X = 11,33。

本科有 10 属 16 种,主要分布于北半球。我国有 5 属,7 种。

杉木属(*Cunninghamia*),常绿乔木,叶条状披针形,螺旋状着生。苞鳞大,种鳞

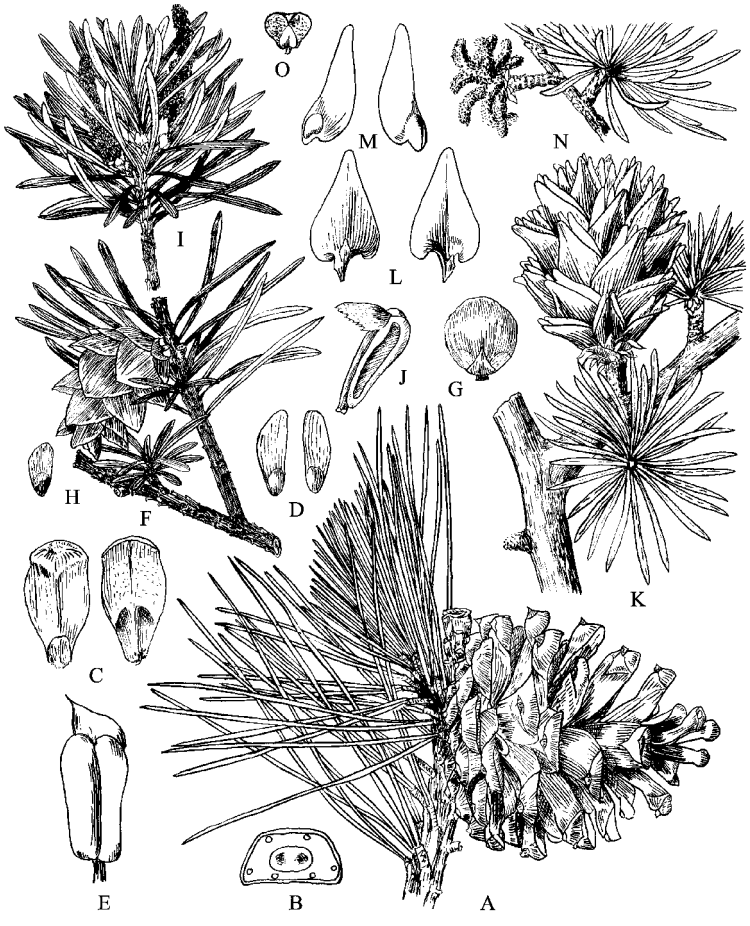


图 12－12　油松、银杉和金钱松

A ~ E. 油松　（A. 球果枝　B. 叶横切　C. 种鳞背腹面观　D. 种子　E. 小孢子叶）　F ~ J. 银杉（F. 球果枝　G. 种鳞背腹面观　H. 种子　I. 具有雄球花的枝　J. 小孢子叶）　K ~ O. 金钱松（K. 球果枝　L. 种鳞背腹面观　M. 种子　N. 具有雄球花的枝　O. 小孢子叶）

小，每种鳞具有 3 粒种子，种子两侧具有翅。杉木［*C. lanceolata*（Lamb.）Hook.］（图 12－13 A ~ H）为我国秦岭以南面积最大的人造林速生树种。

水杉（*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng）（图 12－13 I ~ O 和彩色插图Ⅱ），落叶乔木，条形叶交互对生，基部扭转排成 2 列，冬季与侧生小枝一同脱落。雄球花的小孢子叶和雌球花的珠鳞均交互对生，能育种鳞有种子 5 ~ 9 枚。为我国特产的稀有珍贵的子遗植物，分布于四川石柱县、湖北利川县、湖南西北部等地，现各地普遍栽培。水杉的叶和种鳞交互对生，接近于柏科，因此，其在分类学上的位置介于杉科和柏科之间。

我国杉科其他著名的植物还有 水松［*Glyptostrobus pensilis*（Lamb.）K. Koch］，为第三纪子遗植物，分布于我国华南、西南 秃杉（*Taiwania flousiana* Gaussen），仅分布于云南西部怒江和独龙江、贵州雷公山、湖北利川星斗山，为我国珍贵特有树种，和水杉均被列为国家一级保护植物 柳杉（*Cryptomeria fortunei* Hooibrenk ex Otto

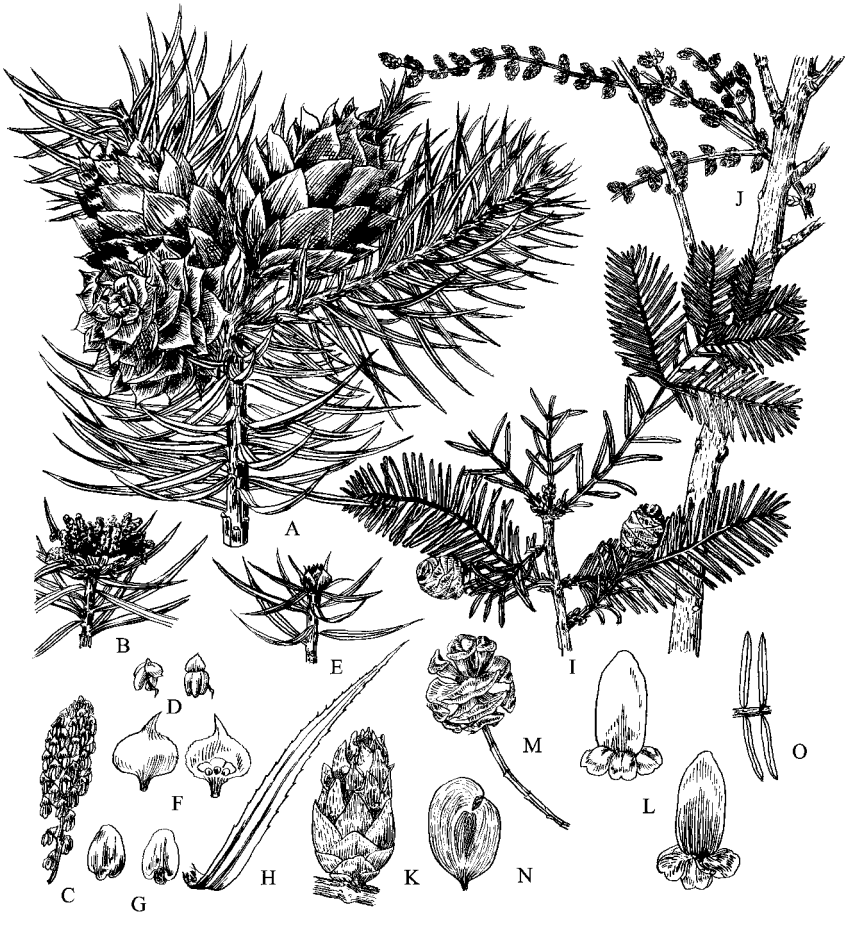


图 12－13　杉木和水杉

A～H. 杉木　（A. 球果枝　B. 具有雄球花的枝　C. 雄球花的一段　D. 小孢子叶　E. 具有雌球花的枝　F. 苞鳞背腹面及珠鳞、胚珠　G. 种子、背腹面　H. 叶）　I～O. 水杉（I. 球果枝　J. 具有雄球花的枝　K. 雄球花　L. 小孢子叶的背腹面　M. 球果　N. 种子　O. 叶）

et Dietr.），产于浙江天目山、福建、江西等地，为我国特有种。

巨杉［*Sequoiadendron giganteum*（Lindl.）Buchholz］和北美红杉［*Sequoia sempervirens*（Lamb.）Endl.］，两种皆产于美国加利福尼亚州，均为世界巨树，高达 100 m 以上，胸径最宽达 10 m，我国有引种；金松［*Sciadopitys verticillata*（Thunb.）Sieb. et Zucc.］，原产日本，叶二型，鳞形叶小，合生叶由 2 针叶合生而成，条形、扁平、革质，上面亮绿色，为美丽的庭园观赏树木，我国庐山植物园有栽培。最近一些学者研究认为金松属（*Sciadopitys*）应从杉科中分出来，单独成立金松科（Sciadopitysaceae）。

（三）柏科（Cupressaceae）

常绿乔木或灌木，叶鳞形或刺形，对生或轮生。球花单性，同株或异株。雄球花有 3～8 对交互对生的小孢子叶，小孢子叶具有 3～6 个或更多的小孢子囊，花粉无气囊。珠鳞与苞鳞完全合生，着生 1 至多数直生胚珠，交互对生或 3～4 片轮生，

球果成熟时种鳞木质化或肉质合生成浆果状。种子两侧具有窄翅。染色体：X = 11。

本科 22 属，约 150 种，分布于南北两半球，我国产 8 属，29 种，遍布全国。多为优良材用树种及庭院观赏树木。

侧柏属（*Platycladus*），叶鳞形，交互对生，小枝扁平，排成一平面。球花单性同株，球果当年成熟，种鳞木质，开裂。仅侧柏（*P. orientalis*（L.）Franco）1 种（图 12－14 A～F），我国特产，除新疆、青海外，几乎遍布全国，为造林树种或庭园观赏树。

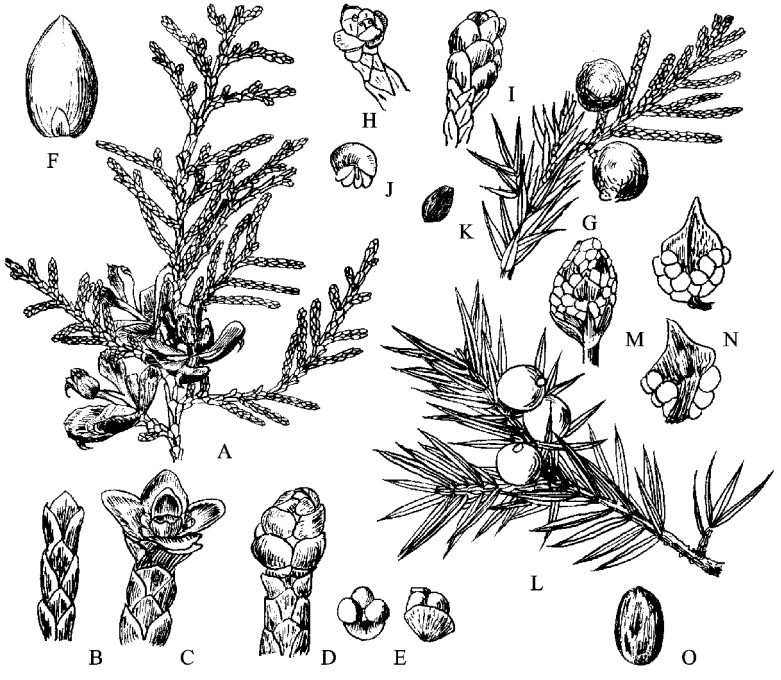


图 12－14　侧柏、圆柏和刺柏

A～F. 侧柏（A. 球果枝　B. 鳞叶枝　C. 雌球花　D. 雄球花　E. 小孢子叶腹背面观　F. 种子）　G～K. 圆柏（G. 球果枝　H. 雌球花　I. 雄球花　J. 小孢子叶　K. 种子）　L～O. 刺柏（L. 球果枝　M. 雄球花　N. 小孢子叶　O. 种子）

柏科中其他常见的植物：圆柏［*Sabina chinensis*（L.）Ant.］（图 12－14 G～K），叶有鳞形叶和刺形叶，球果成熟时种鳞愈合，肉质浆果状，分布于我国华北、东北、西南及西北等省区，常用来装饰庭园；刺柏（*Juniperus formosana* Hayata）（图 12－14 L～O），叶刺形，3 叶轮生，我国特产，可供庭院栽培；柏木（*Cupressus funebris* Endl.），叶鳞形或萌生枝上的叶为刺形，我国特有树种，分布于华东、中南、西南以及甘肃、陕西南部。

以上 3 科均属于松柏目，其共同特征为：大孢子叶特化为珠鳞，珠鳞生于苞鳞腋部，腹面生有胚珠，形成球果。属于该目的还有南洋杉科（Araucariaceae），原产南半球的热带和亚热带地区，我国常见栽培的有南洋杉（*Araucaria cuninghamii* Sweet），为世界著名的庭院观赏树种。

（四）松杉纲其他代表种类

松杉纲的其他代表种类还有罗汉松科（Podocarpaceae）的罗汉松［*Podocarpus macrophyllus*（*Thunb.*）*D. Don*］（图 *12－15 A*，*B*），叶披针形。球花单性异株。雄球花穗状，小孢子叶具有 2 个小孢子囊，花粉具有气囊；雌球花单生，基部有数枚苞片，通常在最上部的苞腋内生有 1 枚胚珠，外包由珠鳞发育成的套被（epimatium）。种子卵圆形，成熟时呈紫色，外被由套被增厚成的肉质假种皮（aril），其下具有苞片发育成的肉质种托，呈紫红色。为园林绿化和观赏树种。三尖杉科（Cephalotaxaceae）的三尖杉（*Cephalotaxus fortunei* Hook. f.）（图 11－15 C～G）也是松杉纲的代表种类之一，叶线状披针形，交互对生或近对生，在侧枝基部扭转排列在两侧。雌雄异株，雄球花聚生成头状，小孢子叶 6～16 枚，各具有 3 个小孢子囊，花粉无气囊；雌球花生于小枝基部苞片的腋部，每个苞片的腋部有两枚直立的胚珠，胚珠生于囊状的珠托上。种子核果状，全部包于由珠托发育成的肉质假种皮中。木材富

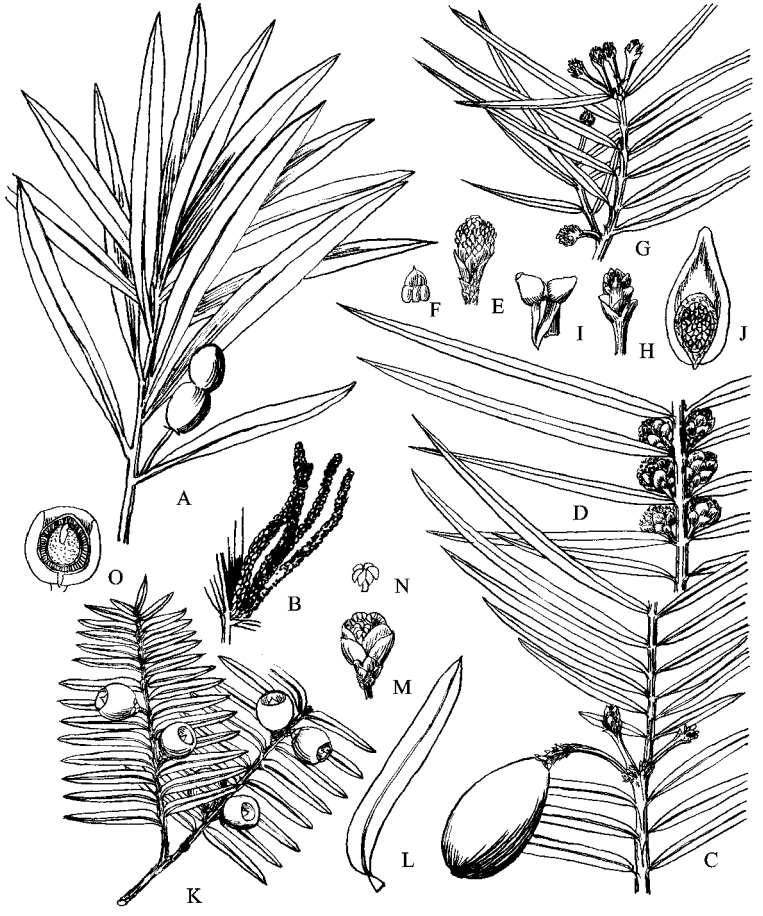


图 12－15　罗汉松、三尖杉和红豆杉

A，B. 罗汉松（A. 种子枝 B. 雄球花枝）　C～J. 三尖杉（C. 种子枝　D. 雄球花枝　E. 雄球花　F. 小孢子叶　G. 雌球花枝　H. 雌球花　I. 雌球花上的苞片与胚珠　J. 种子纵切）

K～O. 红豆杉（K. 种子枝　L. 叶　M. 雄球花　N. 小孢子叶　O. 种子纵切）

弹性，可供建筑、桥梁、家具等用材。叶、枝、种子可提取三尖杉脂碱等多种植物碱，供提制抗癌药物。种子也可榨油，供制漆、肥皂、润滑油等用。另外，松杉纲的代表种类还有红豆杉科（紫杉科）（Taxaceae）的红豆杉（*Taxus chinensis*（Pilger）Rehd.）（图 12－15 K～O），叶条形，螺旋状排列。雌雄异株，球花单生，小孢子叶多数，具有 4～8 个小孢子囊，花粉无气囊。胚珠 1 枚，基部具有盘状或漏斗状的珠托。种子核果状，包于由珠托肉质化而成的假种皮中。枝叶、根及树皮能提取紫杉醇，可治糖尿病或提制抗癌药物。上述 3 科分别属于罗汉松目、三尖杉目和红豆杉目，这 3 个目与松柏目的区别在于：大孢子叶特化为鳞片状的珠托或套被，不形成球果，种子具有肉质的假种皮或外种皮。目前，有些学者主张将这 3 个目从松杉纲中分出而单列 1 纲，即红豆杉纲（紫杉纲）（Taxopsida）。

四、买麻藤纲（倪藤纲）（Gnetopsida）［盖子植物纲（Chlamydospermopsida）］

灌木、亚灌木或木质藤本，稀乔木。次生木质部有导管，无树脂道。叶对生或轮生，鳞片状或阔叶。球花单性，有类似于花被的 1～2 层盖被，亦称假花被。胚珠仅具有 1 层珠被，上端延长成珠孔管（micropylar tube）。精子无鞭毛，除麻黄目外，雌配子体无颈卵器。种子包于由盖被发育的假种皮中，子叶 2 枚，胚乳丰富。

本纲共有 3 属，约 80 种，隶属于 3 目，3 科，即麻黄科（Ephedraceae）、买麻藤科（Gnetaceae）和百岁兰科（Welwitschiaceae）。我国有 2 科，2 属，19 种，几乎遍布全国。本纲植物茎内次生木质部具有导管，具有盖被，胚珠包于盖被内，许多种类无颈卵器，这些都是裸子植物中最进化类群的性状。

（一）麻黄科（Ephedraceae）

灌木，亚灌木或草本状，多分枝。小枝对生或轮生，具有明显的节和节间。叶退化成鳞片状，对生或轮生，下部合生成鞘状。球花单性异株，稀同株，并分别形成雌、雄球花序。雄球花序单生或数个簇生，或 3～5 个组成复穗状，具有 2～8 对交互对生或轮生的膜质苞片，除基部 1～2 对外，每苞片腋部生一雄球花。每一雄球花基部具有 2 片膜质盖被和由花丝愈合而成的细长的柄，柄端着生 2～8 个小孢子囊。雌球花具有 2～8 对交互对生或轮生的苞片，仅顶端的 1～3 片苞片内生有 1～3枚胚珠，每个胚珠均由 1 层较厚的囊状的盖被包围着。胚珠具有 1 层膜质珠被，珠被上部延长成充满液体的珠孔管。成熟的雌配子体通常有 2 个颈卵器，颈卵器具有 32 个或更多的细胞构成的长颈部。种子成熟时，盖被发育为革质或稀为肉质的假种皮，雌球花的苞片，通常变为肉质，呈红色或橘红色，包于其外，呈浆果状，俗称“麻黄果”。染色体：X＝7。

本科仅 1 属，即麻黄属（*Ephedra*），约 40 种，分布于亚洲、美洲、欧洲东部及非洲北部干旱山地和荒漠中。我国有 12 种，4 变种，分布于华北、西北、东北和西南各省。常见的植物有草麻黄（*E. sinica* Stapf.）（图 12－16）和木贼麻黄（*E. equisetina* Bge.）。二者的主要区别在于前者无直立的木质茎，草本状，具有 2 枚种子；后

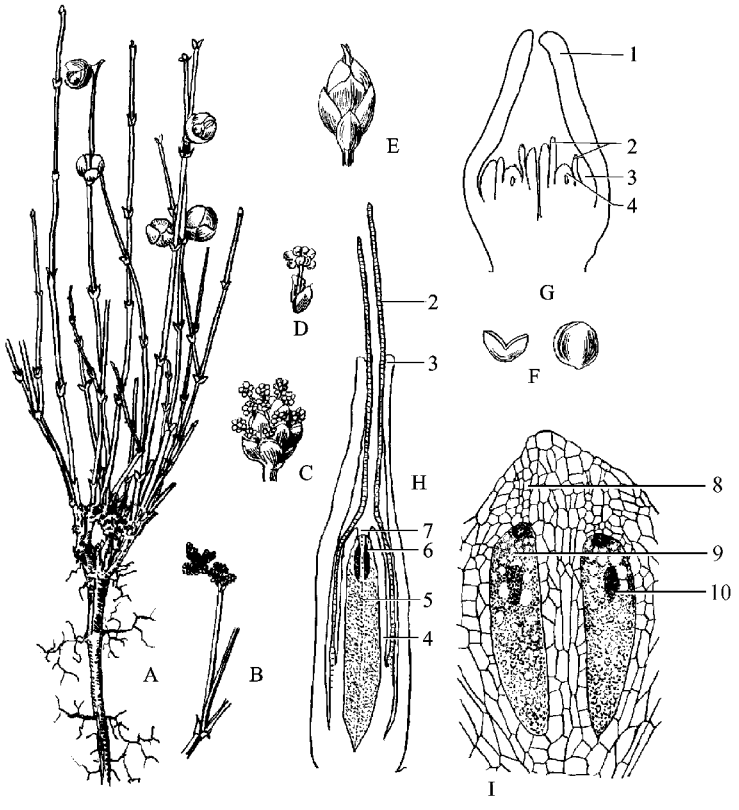


图 12－16　草麻黄

A. 具有雌球花的植株　B. 具有雄球花的枝　C. 复合的雄球花　D. 雄球花　E. 雌球花　F. 雌球花顶端的一对苞片及具有盖被的种子　G. 雌球花纵切面　H. 一个胚珠的中央纵切面，表示雌配子体及显著的贮粉室和伸长的珠被　I. 部分雌配子体，表示颈卵器的结构
1. 苞片　2. 珠被　3. 盖被　4. 珠心　5. 雌配子体　6. 颈卵器　7. 贮粉室　8. 颈细胞　9. 中央细胞（增大后经核分裂形成腹沟细胞核和卵核）　10. 细胞质稠密团

者植株具有直立的木质茎，灌木状，常具有 1 枚种子。麻黄属中的多数种类含有生物碱，主产于西北各省，为重要的药用植物，可提取麻黄素，入药有发汗、平喘、利尿的功效。

（二）买麻藤科（Gnetaceae）

常绿木质藤本，稀为灌木或乔木。茎节明显，膨大呈关节状。单叶对生，具有柄。叶片革质或近革质，平展极似双子叶植物。球花单性，异株，稀同株，伸展呈穗状，具有多轮合生环状总苞，总苞由多数轮生苞片愈合而成。雄球花序单生或数个组成顶生或腋生的聚伞花序状，各轮总苞有多数雄球花，排成 2 ~ 4 轮，雄球花具有管状盖被，每个小孢子叶具有 1 ~ 2 个或 4 个小孢子囊。雌球花序每轮总苞内有 4 ~ 12个雌球花，雌球花具有 2 层盖被，紧包于胚珠之外，外盖被较厚，囊状；内盖被膜质，被认为是 1 对合生的附属物或小“苞片”。胚珠具有 1 层珠被，由珠被顶端延长成珠孔管，自盖被顶端开口处伸出，内盖被分化成肉质外层和骨质内层与外盖被一起发育成假种皮。颈卵器消失，种子核果状，包于红色或橘红色的肉质假种

皮中。染色体 X = 11。

本科仅 1 属，即买麻藤属（*Gnetum*），约 30 种，分布于亚洲、非洲及南美洲的热带和亚热带地区。我国有 7 种。常见的有买麻藤（*G. montanum* Markgr.）（图 12－17），分布于云南南部、广西、广东等地。木质藤本，叶革质或近革质。成熟的种子常具有明显的柄。茎皮含韧性纤维，可织麻袋、渔网等。种子可炒食和榨油或酿酒。

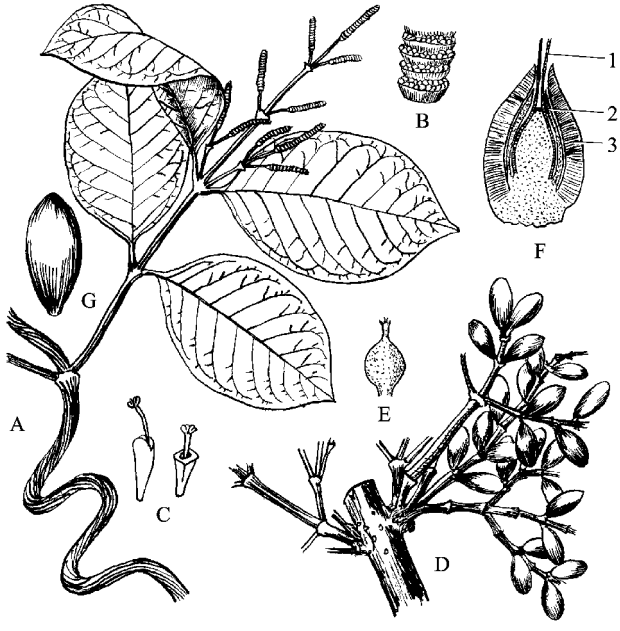


图 12－17　买麻藤

A. 具有雄球花序的枝　B. 雄球花序部分放大　C. 雄球花　D. 成熟的雌球花序的一部分
E. 雌球花　F. 雌球花纵切　G. 种子
1. 珠被　2. 内盖被　3. 外盖被

第四节　裸子植物的经济价值

一、林业生产中的作用

裸子植物大多为乔木，是地球植被中森林的主要组成成分，由裸子植物组成的森林，约占世界森林总面积的 80%，在水土保持和维护森林生态平衡方面发挥了重要的作用。我国东北大兴安岭的落叶松林，小兴安岭的红松林，陕西秦岭的华山松林，甘肃南部的云杉、冷杉林，长江流域以南的马尾松林和杉木林等均在各林区占主要地位，为我国的建筑工业和造纸工业提供了主要的木材资源。裸子植物一般耐寒，对土壤的要求也不苛刻，枝少干直，易于经营，因此，我国目前的荒山造林

首选针叶树，冷杉（*Abies*）、云杉（*Picea*）、杉木、油松、马尾松等已成为重要的人工造林树种。

二、工业上的应用

裸子植物的木材可作为建筑、飞机、家具、器具、舟车、矿柱及木纤维等的工业原料。多数松杉类植物的枝干可割取树脂用于提炼松节油等副产品，树皮可提制栲胶。

三、食用和药用

许多裸子植物的种子可食用或榨油，如华山松（*Pinus armandii* Franch.）、红松、香榧（*Torreya grandis* Fort.）及买麻藤等的种子，均可炒熟食用。近年研制开发的“松花粉”是一种极具推广价值的营养保健品。药用的种类也很多：苏铁的种子除食用（微毒）外，可药用；银杏和侧柏的枝叶及种子、麻黄属植物的全株均可入药；值得一提的是，近年来已从三尖杉和红豆杉的枝叶及种子中分别分离出了三尖杉酯碱、紫杉醇等具有抗癌活性的多种生物碱，用于抗癌药物的提制。

四、观赏和庭院绿化

大多数的裸子植物都为常绿树，树形优美，寿命长，易修剪，是重要的观赏和庭院绿化树种，如苏铁、银杏、雪松、油松、白皮松、华山松、金钱松、水杉、金松、侧柏、圆柏、南洋杉、罗汉松等，其中雪松、金松、南洋杉被誉为世界三大庭院树种。

思考与探索

1. 与苔藓植物和蕨类植物相比，裸子植物在适应陆生生活方面有哪些进步的特征？三者间的最主要的区别在什么地方？
2. 松属植物的生活史和被子植物生活史（见第五章）相比有何异同？
3. 裸子植物的种子在结构和来源上与被子植物的种子（见第二章和第五章）有何主要异同？
4. 裸子植物胚的发育过程和被子植物相比有何主要异同？
5. 观察校园裸子植物的球花及球果的形成过程，认识不同种类裸子植物的球花及球果形成的物候差异。
6. 买麻藤纲有什么重要的特征，怎样分析它们的原始特征和进步特征？
7. 阅读本章窗口内容并查阅有关文献，试分析裸子植物中的双受精过程与被子植物中的双受精有何主要异同？

第十三章

被子植物

（Angiosperm）

提要 被子植物又称有花植物（flowering plants）或雌蕊植物（gynoetiatae），是现代植物界中进化水平最高级的类群。本章讨论了被子植物的主要特征，被子植物的分类原则和演化趋向，以及被子植物分类的依据，还专门列了一节介绍花程式、花图式和植物检索表。被子植物的分类采用了克朗奎斯特系统，并重点介绍了双子叶植物纲 6 亚纲、19 目的 19 个科和单子叶植物纲的 5 亚纲、6 目的 6 个科的主要特征和代表种类。此外，还对当前流行的恩格勒系统、哈钦松系统、塔赫他间系统、克朗奎斯特系统等 4 个分类系统进行了介绍。本章的窗口特介绍了分支系统学在植物分类学和系统学中的应用。

第一节　被子植物的主要特征

现存已知的被子植物约有 20 万种，我国约有 3 万种。被子植物能有如此众多的种类，有极其广泛的适应性，这和它的结构复杂化、完善化是分不开的，特别是繁殖器官的结构和生理过程的特点，提供了它适应各种环境的内在条件，使它在生存竞争、自然选择的矛盾斗争过程中，不断产生新的变异，产生新的物种。

一、具有真正的花

典型被子植物的花由花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群 4 部分组成，各个部分称为花部。花萼和花冠的出现为增强传粉的效率，以达到异花传粉的目的创造了条件。被子植物花的各部分在进化过程中能够适应虫媒、风媒、鸟媒、兽媒或水媒等各种类型传粉的方式，从而使被子植物能适应各种不同的生活环境。

二、具有雌蕊，形成果实

雌蕊由心皮组成，它包括子房、花柱和柱头 3 部分。胚珠包藏在子房内，得到

了子房的保护,避免了昆虫的咬噬和水分的丧失。子房在受精后发育为果实。果实具有不同的色、香、味,多种开裂方式;果实上常具有各种钩、刺、翅、毛。果实的所有的这些特点,对于保护种子的成熟,帮助种子散布起着重要的作用。

三、具有双受精现象

当两个精子由花粉管送入胚囊后,1 个与卵细胞结合形成合子,将来发育为 $2n$ 的胚;另 1 个与 2 个极核结合形成 $3n$ 的胚乳,这种具有双亲特性的胚乳具有更强的生活力。

四、孢子体进一步的发达和分化

被子植物的孢子体在生活史中占绝对优势,从形态、结构、生活型等方面,都比其他各类群更加完善化、多样化。从生活型来看,有水生、砂生、石生和盐碱生的植物;有自养的植物,也有附生、腐生和寄生的植物;有乔木、灌木、藤本植物,也有一年生、二年生、多年生的草本植物。在形态上,一般有合轴式的分枝以及大而阔的叶片。在解剖构造上,输导组织的木质部中具有导管,韧皮部具有筛管和伴胞,由于输导组织的完善,使体内的水分和营养物质运输畅通无阻,而且机械支持能力加强,就能够供应和支持总面积大得多的叶子,增强光合作用的效能。

五、配子体进一步退化

被子植物的配子体达到了最简单的程度。小孢子即单核花粉粒发育成的雄配子体只有 2 个细胞,即管细胞和生殖细胞,少数植物在传粉前生殖细胞就分裂一次,产生 2 个精子,所以这类植物的成熟花粉有 3 个细胞。大孢子发育为成熟的雌配子体称为胚囊,胚囊通常只有 7 个细胞 3 个反足细胞,1 个中央细胞(包括 2 个极核),2 个助细胞,1 个卵细胞。无颈卵器结构。可见,被子植物的雌、雄配子体均无独立生活能力,终生寄生在孢子体上,结构上比裸子植物更加简化。

正是由于被子植物具备了上述在适应陆生环境过程中形成的各种优越条件,才使被子植物在地球上得到飞速的发展,成为植物界最繁茂的类群。

第二节 被子植物的分类原则和演化趋向

被子植物的分类,不仅要把几十万种植物安置在一定的位置上(纲、目、科、属、种),而且还要建立起一个分类系统,并在分类系统中反映出它们之间的亲缘关系。但是这方面的工作是很困难的,这是因为地球上的被子植物几乎是在距今 1.3 亿年前的白垩纪突然地同时兴起的,这就难以根据化石的年龄,论定谁比谁更

原始。其次，由于几乎找不到任何花的化石，而花的特点又是被子植物分类的重要依据，这就使整个进化系统成为割裂的片段。然而，植物分类学家还是根据现有的资料进行分类，并尽可能地反映出它的起源与演化关系。

根据被子植物的化石，最早出现的被子植物多为常绿、木本植物，以后地球上经历了干燥、冰川等几次大的反复，产生了一些落叶的、草本的类群，由此可以确认落叶、草本、叶形多样化、输导功能完善化等是次生的性状。根据花、果的演化趋势具有向着经济、高效的方向发展的特点，可以确认花被分化或退化，花序复杂化，子房下位等都是次生的性状。

基于目前大多数学者对植物形态特征演化趋势的认识，一般公认的被子植物的分类原则和演化趋向如下表：

表 13－1　被子植物形态构造的演化规律和分类原则

	初生的、原始的性状	次生的、较完整的性状
茎	1. 木本 2. 直立 3. 无导管，只有管胞 4. 具有环纹、螺纹导管	1. 草本 2. 缠绕 3. 有导管 4. 具有网纹、孔纹导管
叶	5. 常绿 6. 单叶全缘 7. 互生（螺旋状排列）	5. 落叶 6. 叶形复杂化 7. 对生或轮生
花	8. 花单生 9. 有限花序 10. 两性花 11. 雌雄同株 12. 花部呈螺旋状排列 13. 花的各部多数而不固定 14. 花被同形，不分化为萼片和花瓣 15. 花部离生（离瓣花、离生雄蕊、离生心皮） 16. 整齐花 17. 子房上位 18. 花粉粒具有单沟 19. 胚珠多数 20. 边缘胎座、中轴胎座	8. 花形成花序 9. 无限花序 10. 单性花 11. 雌雄异株 12. 花部呈轮状排列 13. 花的各部数目不多，有定数（3，4 或 5） 14. 花被分化为萼片和花瓣，或退化为单被或无被花 15. 花部合生（合瓣花、具有各种形式结合的雄蕊、合生心皮） 16. 不整齐花 17. 子房下位 18. 花粉粒具有 3 沟或多孔 19. 胚珠少数或 1 个 20. 侧膜胎座
果实	21. 单果、聚合果 22. 真果	21. 聚花果 22. 假果
种子	23. 种子有发育的胚乳 24. 胚小，直伸，子叶 2	23. 无胚乳，种子萌发所需的营养物质贮藏在子叶中 24. 胚弯曲或卷曲，子叶 1
生活型	25. 多年生 26. 绿色自养植物	25. 一年生 26. 寄生、腐生植物

我们在应用被子植物的分类原则进行分类工作或分析一个分类群(taxon)时,不能孤立地、片面地根据一两个性状,就给这个分类群下一个进化还是原始的结论,这是因为:① 同一种性状,在不同的植物中进化意义不是绝对的,如对一般植物来说,两性花,胚珠多数,胚小是原始的性状,而在兰科植物中,恰恰是它的进化的标志;② 各个性状的演化不是同步的,常可看到,在同一个植物体上,有些性状相当进化,另一些性状则保留着原始性,而另一类植物恰恰在这方面得到了进化,因此,不能一概认为没有某一些进化性状的植物就是原始的;③ 各种性状在分类上的价值是不等的,在进行植物分类时,学者们总是把某些性状看得比另一些性状重要些,这就是所谓的对性状的加权,如一般地认为生殖器官的性状比营养器官的性状看得重要些,因此,我们在评价各个类群时,应客观地、全面地、综合地进行分析与比较,这样才有可能得出比较正确的结论。

第三节 被子植物分类的依据

一、形态学资料

形态学资料是一种为肉眼所能观察到的性状,在实际应用中最为方便,所以在分类实践中应用最广、价值最大,是被子植物分类学的基础。目前被子植物的分类和命名还主要通过形态学的资料进行的。在植物的各种形态特征中,花、果的形态特征要比根、茎、叶的形态特征重要,尤其是花的形态特征最为重要。但是随着科学的发展,人们发现运用形态学特征并不能解决分类学上的一切问题,遇到种类繁多,分类比较困难的类群时,感到远远不足,尤其是在探讨植物类群的亲缘关系和演化地位的时候,因此必须运用新的仪器和手段,寻找更为可靠的、更为全面的分类学性状,从而也使得分类学从单独依靠形态学资料扩展到涉及解剖学、胚胎学、细胞学、遗传学、分子生物学等多个学科的综合学科。

二、细胞学资料

细胞学的资料用作分类学的重要依据,越来越被分类学家所重视。半个世纪以前就开展了细胞有丝分裂时染色体的数目、大小和形态的比较研究。染色体的数目以及染色体组型中的各染色体的绝对大小作为分类性状的价值在于它在种内相对恒定。减数分裂时染色体的行为方式表明了不同亲本的染色体组之间配对的程度,因而常用来揭示种间的关系。因此,细胞学资料作为分类学的一个依据,在确定某些分类单位,探讨系统演化,建立新的自然分类系统等方面无疑是有重要意义的。

三、化学资料

植物的化学组成随种类而异，因此化学成分可以作为分类的一项重要指标，用以研究植物类群之间的亲缘关系和演化规律。在分类学上有用的化学物质主要是一些次生代谢产物，如糖类、糖苷、黄酮类化合物、植物碱、萜类化合物、酚类化合物以及挥发油等，以及带信息的大分子化合物，如蛋白质、核酸、酶等。

血清学方法是一种既方便又快速，可以广泛用于植物分类的方法。此方法多采用沉淀反应，它将从某一种植物中提纯的某一种蛋白质注射到哺乳动物身上（往往用兔子），哺乳动物的血清中会产生抗体，然后提纯含有该蛋白质抗体的血清（称抗血清），将其与要试验的另一种植物的蛋白质悬浊液（抗原）进行凝胶扩散或免疫电泳，观察其产生的沉淀反应来估价各不同种生物的相似程度，相似程度愈高则沉淀反应愈明显。

蛋白质作为化学分类特征，还可以直接用蛋白质做电泳分析的电泳法，以比较植物种类之间的异同。这主要是根据凝胶上蛋白质颗粒在电场影响下分成带正电荷和负电荷的两种，各向其异性的方向移动。由于蛋白质分子有大小，所带电荷也有大小，因此在电场下移动速度不一，这样就形成了一幅蛋白质的区带谱。不同的植物种类含有的蛋白质不同，因此出现的区带谱也不同，由此来评价不同种类植物之间的亲缘或演化关系。目前，用植物体内所含的酶作为分类依据是一项发展较快而有意义的蛋白质电泳方法，即把植物体内的酶提取后在一定介质（淀粉凝胶或聚丙烯酰胺凝胶）下进行电泳，再经酶的特异染色，产生一个酶谱，这样来区分和归并一些物种。这方面常用的是过氧化氢酶、过氧化物酶以及酯酶等同功酶。在一定条件下，某些同功酶代表了它们的遗传特征，在分类学上应用是有价值的。

四、分子生物学资料

不同物种在形态结构、生理生化方面的差异是染色体上基因差异造成的一种表型差异，因此，可以直接从染色体的 DNA 结构上寻找分子水平上的差异作为分类学上的资料。DNA 双螺旋结构中，碱基配对有两种形式：A－T 与 G－C。每个物种的 DNA 都有其特定的 G＋C 含量，不同物种的 G＋C 的含量是不同的，亲缘关系愈远，其 G＋C 的含量差别就愈大，所以这是一个新的能反映属种间亲缘关系的遗传型特征。

DNA 分子杂交是分子生物学用于分类的又一方法。不同物种的 DNA 上的碱基顺序是各不相同的。DNA 是由两条方向相反，相互平行的核苷酸链通过碱基配对方式连接在一起的双螺旋体，这两条链在加热到 100 ℃并迅速冷却的条件下，就可以相互分离，分离的两条链在适当的条件下又可再度结合。人们利用 DNA 这一特性，将不同种个体得来的两条单链放在一起，如果它们之间的顺序相似，就可以在适当的条件下，按碱基配对的原则形成杂交的 DNA 分子，然后根据杂交程度，确

定这两个种的相似程度(同源性)。

五、超微结构和微形态学方面的资料

电子显微镜技术正在日益被人们应用到分类学领域。在被子植物中,采用透射电子显微镜技术研究最多的是植物的韧皮部或与韧皮部组织有关组织的特征,如筛分子质体、P-蛋白质、核蛋白质晶体、内质网膨大潴泡等。在微形态学领域,通过扫描电子显微镜技术研究表明,植物的表皮,包括根、茎、叶、花、果实、种子的表皮以及花粉的外壁,在表皮细胞的排列、表面纹饰、角质层分泌物等方面都有极其多样的形态,为一些植物类群的研究提供了新的有价值的分类资料。

总之,凡是具有种间差异的特征都可以作为被子植物分类的依据。能用于分类的性状很多,近年来,通过新的研究技术和方法,人们已经发现了许多有价值的资料,修订或补充了传统分类中许多不足之处。但是如果认为新的资料比形态学资料能揭示出更为本质的性状而轻视传统的形态分类,那是错误的。就目前为止,还没有哪一类特征能像形态学特征那样普遍地用于所有的高等植物和各个分类等级。随着植物学各分支学科的发展,将为分类学提供更为全面的资料,这样,人们才有可能借助于计算机进行能反映植物本身全面特征的合理的分类,并建立起一个反映亲缘关系的分类系统(见本章窗口)。

第四节 花程式、花图式和检索表

一、花程式

花程式(flower formula)是用简单的符号来表示花的各部分特征,即花各部分的组成、数目、子房的位置和构成。

花各部分常以拉丁名词的第一个字母为代号:K 代表花萼(Kalyx 德文),C 代表花冠(Corolla),A 代表雄蕊(Androecium),G 代表雌蕊(Gynoecium),如果花萼、花冠不能区分,则用 P 代表花被(Perianth)。每一字母的右下角可以记上一个数字,表示各轮的实际数目。如果缺少其中一轮,可用‘0’表示;如果数目多于花被 2 倍,即为‘多数’,可用‘∞’表示。如果某一轮的各部分相互联合,可在数字外加上括号‘()’;如果某一部分出现 2 轮或 3 轮,可在数字间加上‘+’号。子房的位置也可以在公式中表示出来,如果是子房上位,可在 G 字下加一横线;子房下位,则在 G 字上加一横线;子房半下位,则在 G 字上下各加一横线。在 G 字右下角可以写上 3 个数字,依次表示该雌蕊的心皮数目、子房室数和每室胚珠数目,3 个数字之间用‘:’号相隔。花辐射对称,可在花程式前加上一个‘*’;花两侧对称,则加

一个“↑”号。雄花用‘♂’表示，雌花用‘♀’表示，两性花用‘⚥’表示，雌雄同株用“(♂♀)”表示，雌雄异株用♂/♀表示。

示例：

大豆的花程式为：$\mathrm{♀↑\ K_{(5)}C_5A_{(9)+1}\underline{G}_{1:1:\infty}}$

花程式表示的意义：两性花，两侧对称，萼片合生，5裂，花瓣5，离生，雄蕊10枚，9枚合生，1枚分离，子房上位，由1心皮组成，1室，胚珠多数。

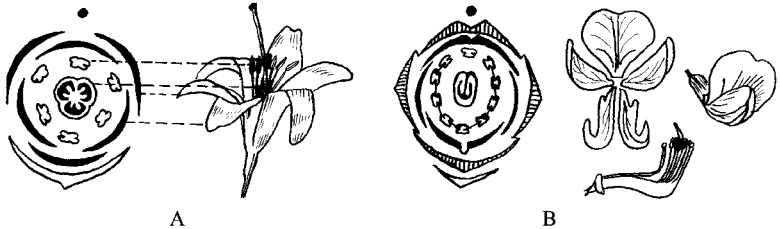
苹果的花程式为：$\mathrm{♀*\ K_5\ C_5\ A_\infty\ \overline{G}_{(5:5:2)}}$

花程式表示的意义：两性花，辐射对称，萼片5，离生，花瓣5，离生，雄蕊多数，离生，子房下位，由5心皮合生而成，5室，每室2胚珠。

二、花图式

花图式(flower diagram)是用图解的方式表示花的横剖面简图，借以说明花各部分数目、排列位置、离合情况、排列情况和胎座类型。实际上，花图式就是花的各部分在垂直花轴的平面上的投影。

在绘制花图式时，花轴或花序轴是以一个黑点(或小圆圈)来表示，这是绘制花图式的定位点，花部的远轴部和近轴部以及子房横切面的角度都以此点来定。苞片以有一突起的新月形弧线表示，花轴对方的一片为苞片，两侧的二片为小苞片。花的各部应绘在花轴和苞片之间，花萼以具有突起的和具有短线的新月形弧线表示，花冠以实心的新月形弧线表示。如果花萼、花冠都是离生的，各弧线彼此分离；如为基部合生，则以虚线连接各弧线。如果萼片、花瓣有距时，则以弧线延长表示；如果萼片花瓣以及苞片应有未有，则用虚的弧线表示。此外还要注意萼片、花瓣的排列方式以及他们之间的相对位置关系。雄蕊是以花药的横切面表示，绘制时应表现出排列方式和轮数，联合或分离，花药为内向或外向开裂，以及与花瓣之间的相互关系，如雄蕊退化，则以星号‘*’表示。雌蕊以子房的横切面表示，应表示出心皮的数目，心皮是离生还是合生，子房的室数，胚珠的类型，以及胚珠着生的位置等(图13-1)。



A　　B

图13-1　花图式示例

A. 百合花　B. 豌豆花

三、检索表

检索表(key)是用来鉴定植物,认识植物种类的工具。它是通过一系列的从两个相互对立的性状中选择一个相符的,放弃一个不符的方法,从而达到鉴定的目的。目前广泛采用的检索表有两种:

(一) 定距检索表

相对立的特征编为同样的号码,并且在左边同样的位置开始,每组性状编排时,向右退一格。例如木犀科 7 个属的分属检索表如下:

1. 果实为翅果
   2. 单叶,全缘;果周围有翅 …… 雪柳属(*Fontanesia*)
   2. 羽状复叶;果只在顶端有翅 …… 白蜡树属(*Fraxinus*)
1. 果实不为翅果
   3. 蒴果
      4. 花黄色;枝中空或具有片状髓;叶常有锯齿…… 连翘属(*Forsythia*)
      4. 花紫色、白色或红色;枝具有实髓;叶全缘或有裂 …… 丁香属(*Syringa*)
   3. 核果或浆果
      5. 单叶对生;花为圆锥花序、总状花序或簇生
         6. 花冠裂片在芽中覆瓦状排列;花簇生于叶腋或成短圆锥花序;核果
            …… 木犀属(*Osmanthus*)
         6. 花冠裂片在芽中镊合状排列;花为顶生的圆锥花序或总状花序,核果状浆果
            …… 女贞属(*Ligustrum*)
      5. 羽状复叶或三出复叶,对生或互生,稀单叶;花为聚伞花序或伞房花序;浆果
         …… 素馨属(*Jasminum*)

(二) 平行检索表

其特点是左边的字码平头写,故可以节约篇幅,尤其是在种类多的时候如此,仍以上例说明:

1. 果实为翅果 …… 2
1. 果实不为翅果 …… 3
2. 单叶,全缘;果周围有翅 …… 雪柳属(*Fontanesia*)
2. 羽状复叶;果只在顶端有翅 …… 白蜡树属(*Fraxinus*)
3. 蒴果 …… 4
3. 核果或浆果 …… 5
4. 花黄色;枝中空或具有片状髓;叶常有锯齿…… 连翘属(*Forsythia*)
4. 花紫色、白色或红色;枝具有实髓;叶全缘或有裂 …… 丁香属(*Syringa*)
5. 单叶对生;花为圆锥花序、总状花序或簇生 …… 6
5. 羽状复叶或三出复叶,对生或互生,稀单叶;花为聚伞花序或伞房花序;浆果
   …… 素馨属(*Jasminum*)
6. 花冠裂片在芽中覆瓦状排列;花簇生于叶腋或成短圆锥花序;核果 …… 木犀属(*Osmanthus*)
6. 花冠裂片在芽中镊合状排列;花为顶生的圆锥花序或总状花序;核果状浆果

…… 女贞属(*Ligustrum*)

从上面的例子可以看出,两种检索表所采用的特征是相同的,不同之处在于编排的方式上。目前采用最多的还是定距检索表。

编制检索表时需要注意的几个问题:

(1) 检索表中包含多少个被检索对象完全是人为地编辑在一起的,可以按某一地区、某一类群或某种用途进行编辑。

(2) 认真观察和记录植物的特征,并列出特征比较表,以便找出各类植物之间最突出的区别。

(3) 在选用区别特征时,最好选用相反的或易于区分的特征,千万不能采用似是而非或不肯定的特征。采用的特征要明显稳定,最好选用仅用肉眼或手持放大镜就能看到的特征。

(4) 有时同一种植物由于生长的环境不同既有乔木也有灌木,遇到这种情况时,在乔木和灌木的各项中都可以编进去,这样就可以保证查到。

(5) 检索表的编排号码,只能用两个相同的,不能用三项以上。如 1,1;2,2。

(6) 为了验证你编制的检索表是否适用,还需要到实践中验证。

在使用检索表时应注意下列事项:

(1) 对植物的各部分特征,特别是花的各部分构造,要做细致的解剖观察,因此,要鉴定的标本一定要完整,尤其是要有花、果。

(2) 要根据植物的特征从头按次序逐项往下查,决不能跳过一项去查下一项,因为这样极易发生错误。

(3) 要全面核对两项相对性状,如果第一项性状看上去已符合手头的标本,也应继续读完相对的另一项性状,因为有时后者更合适。

(4) 在核对了两项性状后仍不能做出选择或手头的标本上缺少检索表中要求的特征时,可分别从两方面检索,然后从所获的两个结果中,通过核对两个种的描述或图作出判断。

(5) 根据检索的结果,对照植物标本的形态特征是否和植物志或图鉴上的描述及图一致,如果全部符合,证明鉴定的结论是正确的,否则还需重新研究,直到完全正确为止。

第五节　被子植物的分类

被子植物分为两个纲,即双子叶植物纲(Dicotyledoneae)(木兰纲 Magnoliopsida)和单子叶植物纲(Monocotyledoneae)(百合纲 Liliopsida),它们的主要区别如表 13-2。

但是,两个纲的这些区别点只是相对的、综合的,实际上有交错现象,如在双子叶植物中的睡莲科、毛茛科、小檗科、罂粟科、胡椒科、伞形科、报春花科均有 1 片子叶现象 双子叶植物,尤其在毛茛科、车前科、茜草科、菊科等科中有具有须根系的

表 13-2 双子叶植物纲和单子叶植物纲的主要区别

双子叶植物纲(木兰纲)	单子叶植物纲(百合纲)
胚常具有 2 片子叶(极少数为 1,3 或 4 片子叶)	胚内仅含 1 片子叶(或有时胚不分化)
主根发达,多为直根系	主根不发达,常形成须根系
茎内维管束常呈环状排列,具有形成层	茎内维管束散生,无形成层
叶常具有网状脉	叶常具有平行脉
花部常 5 或 4 基数,极少 3 基数	花部常 3 基数,极少 4 基数,绝无 5 基数
花粉常具有 3 个萌发孔	花粉常具有单个萌发孔

植物;在毛茛科、睡莲科、石竹科等双子叶植物中有星散维管束,而有些单子叶植物的幼期也有环状排列的维管束,并有初生形成层;在单子叶植物的天南星科、百合科等科中也有网状叶脉的,而双子叶植物如伞形科的柴胡属、含羞草科中的一些植物具有平行叶脉;双子叶植物的樟科、木兰科、小檗科、毛茛科有 3 基数的花,单子叶植物的眼子菜科、百合科的某些类群有 4 基数的花。

从进化的角度看,单子叶植物的须根系、缺乏形成层、平行脉等性状都是次生的,它的单萌发孔花粉却保留了比大多数双子叶植物还要原始的特点。在原始的双子叶植物中,也具有单萌发孔的花粉粒,这也给单子叶植物起源于双子叶植物提供了依据。

一、双子叶植物纲(Dicotyledoneae)

根据克朗奎斯特系统,双子叶植物纲(或木兰纲)分为 6 个亚纲,64 目,318 科,约 165000 种。现选择其中 19 个科介绍如下:

(一) 木兰科(Magnoliaceae) ♂* P_{6-15} A_{∞} $\underline{G}_{\infty}$:1:1-∞

木兰亚纲(Magnoliidae),木兰目(Magnoliales)。

木本。单叶互生,羽状脉;托叶早落,在节上留有环状托叶痕。花单生,两性,整齐;花被分化不明显;雌、雄蕊多数,离生,螺旋状排列于柱状花托上;雄蕊的花丝短,花药长;花粉粒单沟型。聚合蓇葖果,稀为翅果。染色体:X = 19。

本科有 15 属,200 余种,主要分布于亚洲的热带和亚热带。我国有 11 属,130 余种,集中分布于我国西南部和南部。本科植物花大而美丽,很多种类被栽培引种,供观赏。

木兰属(*Magnolia*),花顶生,花被多轮,不具有雌蕊柄,每心皮有 1 ~ 2 枚胚珠,聚合蓇葖果。种子成熟时悬挂在由珠柄部分的螺纹导管展开而成的细丝上。本属约 80 种,我国有 20 余种。玉兰(*M. denudata* Desr.)(图 13-2),落叶小乔木;花大,白色或带紫色,先叶开放,花被 3 轮,有芳香;黄山有野生,华北各大公园常见栽培,供观赏。荷花玉兰(洋玉兰)(*M. grandiflora* L.)常绿乔木;叶革质,叶背常被锈色毛;花大,白色,花被 3 ~ 4 轮;原产北美,我国各地均有栽培,供观赏。辛夷

（紫玉兰）（*M. liliflora* Desr.），落叶灌木；花紫色，先叶开放，萼片和花瓣有明显的区别；分布于湖北、四川、陕西等省，花蕾入药。

常见的种类还有：含笑［*Michelia figo*（Lour.）Spreng.］，嫩枝、芽及叶柄被棕色毛；花腋生，淡黄色，具有雌蕊柄；产华南，花芳香，供观赏。鹅掌楸（马褂木）［*Liriodendron chinense*（Hemsl.）Sarg.］，落叶乔木；叶分裂，先端截形；花杯状，黄绿色，萼片 3，花瓣 6；聚合翅果；特产我国，分布于长江以南各省，因叶形奇特，常栽植于公园中供观赏。

木兰科的植物具有比较原始的特点：木本，单叶，全缘，羽状脉；花辐射对称，单生，花托柱状；雌、雄蕊多数，离生，螺旋排列，花被数目多，分化不明显；花药长，花丝短；蓇葖果；胚小，胚乳丰富等。

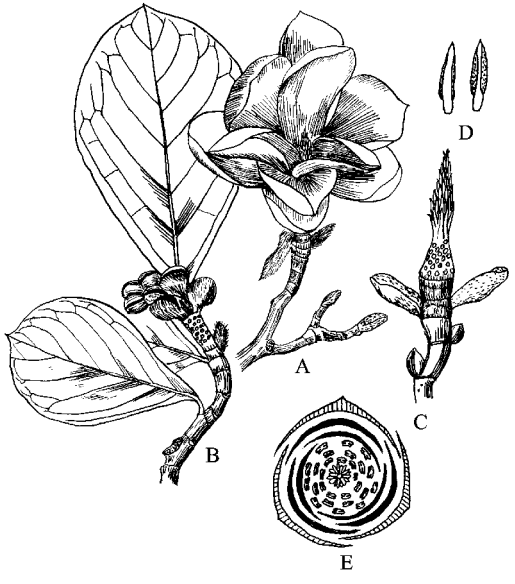


图 13－2　玉兰

A. 花枝　B. 果枝　C. 雌蕊群　D. 雄蕊（背、腹面）　E. 木兰科花图式

（二）毛茛科（Ranunculaceae） ♂*，↑ $K_{3-\infty}\ C_{0-\infty}\ A_{\infty}\ \underline{G}_{\infty-1:1:1-\infty}$

木兰亚纲，毛茛目（Ranunculales）。

多为草本。叶掌状或羽状分裂，或为一至多回三出复叶，无托叶。花常两性，整齐，稀不整齐，花部分离，萼片三至多数，绿色或作花瓣状而有色彩，花瓣三至多数；雄蕊多数；心皮通常多数，常螺旋排列于突起的花托上，稀 3 或 1，离生，子房上位，每心皮含一至多数胚珠。聚合瘦果或聚合蓇葖果，稀浆果。胚小，胚乳丰富。染色体：X = 6 ~ 10，13。

本科有 50 属，2000 多种，广布于世界各地，多见于北温带和寒带。我国有 39 属，约 750 种，全国各地均有分布。本科植物含有多种生物碱，多数为药用植物和有毒植物。

毛茛属(*Ranunculus*),直立草本,具有基生叶和互生的茎生叶,花黄色,萼片、花瓣均为5,雄蕊和心皮均为多数,离生,螺旋状排列于膨大的花托上,聚合瘦果。本属约400种,广布全世界。我国有80余种。毛茛(*R. japonicus* Thunb.)(图13-3 A~G),花瓣亮黄色,基部具有蜜槽,聚合瘦果近球形,广布于全国各地,喜生阴湿处,有毒,全草药用为发泡药,具有治疗疟疾、关节炎的作用,亦可用作农药。

本科常见的药用植物有:乌头(*Aconitum carmichaeli* Debx.)(图13-3 I—L),块根肥大,叶掌状裂;花两性,萼片5,蓝紫色,最上面的一片特化为盔状,称盔萼,花瓣2,退化成蜜腺叶;雄蕊多数;心皮3~5,离生;聚合蓇葖果;块根剧毒,需炮制后入药,其旁生侧根为中药中的附子,有回阳补火,散寒除湿之效。白头翁[*Pulsatilla chinensis*(Bge.)Regel],叶基生,萼片花瓣状,无花瓣;瘦果具有宿存的羽毛状的花柱;根含白头翁素,入药,治痢疾。黄连(*Coptis chinensis* Franch.),根状茎黄色,味苦,可提取黄连素。金莲花(*Trollius chinensis* Bge.),花入药,能清热解毒。

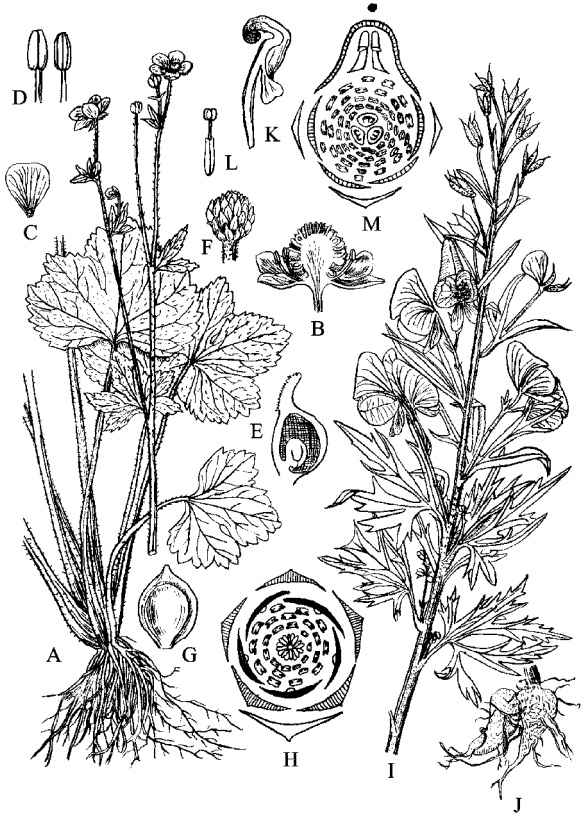


图13-3　毛茛和乌头

A~G. 毛茛　(A. 植株　B. 花纵剖　C. 花瓣　D. 雄蕊　E. 子房纵剖　F. 聚合瘦果　G. 瘦果)　H. 毛茛属花图式　I~L. 乌头(I. 花果枝　J. 块根　K. 花瓣特化的蜜腺叶　L. 雄蕊)　M. 乌头属花图式

毛茛科是草本植物中原始的类群,但是有些种类有两侧对称的花,花瓣退化,

心皮数目减至 3 或 1，说明它比木兰科进化。

（三）桑科（Moraceae）　♂：* $K_{4-6}\ C_0\ A_{4-6}$　♀：* $K_{4-6}\ C_0\ \underline{G}_{(2:1)}$

金缕梅亚纲（Hamamelidae），荨麻目（Urticales）。

木本。常具有乳汁，具有钟乳体。单叶互生，托叶早落。花小，单性，常聚集成头状、穗状、柔荑或隐头花序；花单被，雄花萼片常 4，雄蕊 4，对萼；雌花萼片常 4，雌蕊由 2 个心皮合生而成，子房上位，1 室，1 胚珠。聚花果。胚常弯曲，种子具有胚乳。染色体：X = 12 ~ 16。

本科有 40 属约 1 000 种，主要分布热带和亚热带，少数分布温带。我国有 11 属，150 余种，南北各省均有分布。

桑属（*Morus*），具有乳汁。花单性异株，成柔荑花序；雄花萼片 4，雄蕊 4，中间具有退化雌蕊；雌花萼片 4，子房上位，由 2 个心皮合生形成，1 室，1 胚珠。瘦果包于肉质化的萼片内，形成聚花果，俗称桑葚。本属有 12 种，我国有 9 种。桑（*M. alba* L.）（图 13－4），原产我国，各地均有栽培。桑叶可饲蚕，桑葚、根内皮、桑叶、桑枝均可入药，茎皮纤维可造纸，桑葚可食，木材坚硬，可作家具。

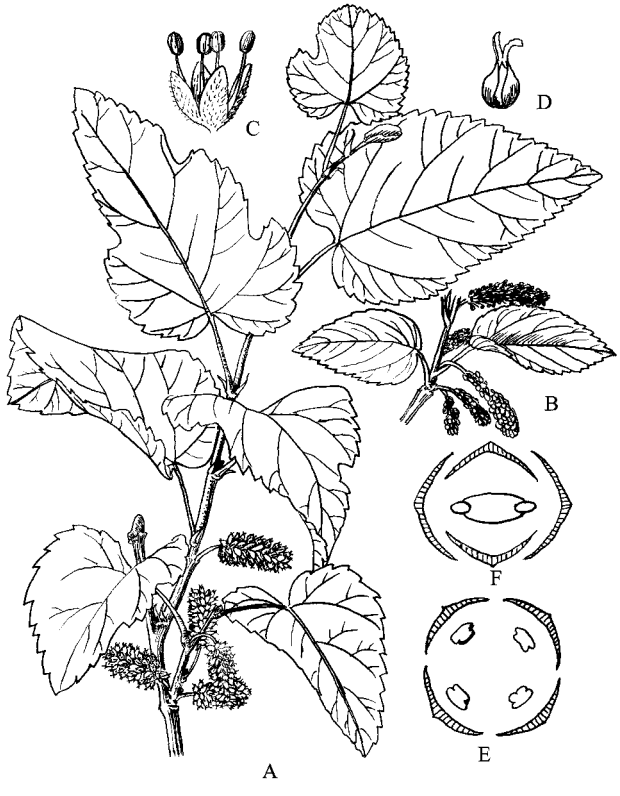


图 13－4　桑

A. 雌枝　B. 雄枝　C. 雄花　D. 雌花　E. 雄花花图式　F. 雌花花图式

本科重要的种类还有：榕树（*Ficus microcarpa* L.），常绿大乔木，有气生根，有

时独木成林；广布于我国南部及西南部；树皮纤维制网和人造棉，常被栽培作行道树或在北方作成盆景。无花果（*F. carica* L.），具有乳汁，枝上有环状托叶痕，叶具有3～5裂，隐头花序单生于叶腋，花序托肉质可食；原产地中海地区，我国南北各省均有栽培。构树[*Broussonetia papyrifera.*（L.）Vent.]，落叶乔木，叶被粗绒毛，雌雄异株，聚花果球形，成熟时子房柄伸长，每个核果的果肉红色，内含 1 粒种子，茎皮纤维是高级的造纸原料。见血封喉（*Antiaris toxicaria*（Pers.）Lesch.），常绿乔木，树叶具有剧毒，可制毒箭，猎兽用；分布于云南和海南岛。木菠萝（菠萝蜜）（*Artocarpus heterophyllus* Lam.），常绿乔木，叶革质，花单性同株，聚花果肉质，生于树干或树枝上，熟时质量达 20 kg，外皮具六角形的瘤状突起，是一种著名的热带果树，花被可生食，种子含丰富的淀粉，炒熟可食用，树液和叶可作药用。

桑科植物花小，单被，单性，集成各式花序，是长期沿着风媒传粉的道路演化的结果。

（四）壳斗科（Fagaceae） ♂：* $K_{(4-8)}\ C_0\ A_{4-20}$　♀：* $K_{(4-8)}\ C_0\ \underline{\bar{G}}_{(3-6:3-6:2)}$

或称山毛榉科，金缕梅亚纲，壳斗目（Fagales）。

木本。单叶互生，革质，羽状脉直达叶缘，托叶早落。花单性，雌雄同株；雄花成柔荑花序，花萼 4～8 裂，无花瓣，雄蕊与萼裂片同数或较多；雌花单生或 2～3 朵簇生于总苞内，萼片 4～8 裂，无花瓣，雌蕊由 3～6 心皮合生而成，子房下位，3～6 室，每室 2 个胚珠，但整个子房仅 1 个胚珠发育。总苞在果时发育为木质的杯状或囊状，称为壳斗（cupule）。壳斗半包或全包坚果，外面有鳞片或刺。种子无胚乳，子叶肥厚。染色体：X = 12。

本科有 8 属，约 800 种，主要分布于热带及北半球的亚热带。我国有 6 属，约 300 种。

栎属（*Quercus*），多为落叶乔木；雄花序下垂，雌花 1～2 朵簇生；子房常 3 室，壳斗半包坚果，壳斗外的苞片为鳞片状或狭披针形。栓皮栎（*Q. variabilis* Bl.）（图 13－5 F～I），落叶乔木；树皮灰色，木栓层发达；叶背密生白色星状毛；主产于我国东部和北部地区；木材可作器具，木栓层可作软木塞，种子含丰富的淀粉，壳斗和树皮可提制栲胶。槲树（*Q. dentata* Thunb.），又称柞栎，叶大，广倒卵形，叶缘具有大的波状钝齿，叶背被黄褐色毛，壳斗的苞片狭披针形，反卷，叶片可养柞蚕。

板栗（*Castanea mollissima* Bl.）（图 13－5 A～D），落叶乔木；小枝无顶芽；雄花序为直立的柔荑花序；雌花常 3 朵集生于总苞内，子房 6 室；壳斗全包坚果，外被密生的针状刺，内有 1～3 个坚果；果实供食用，为重要的木本粮食作物。

壳斗科植物是亚热带常绿阔叶林的主要树种，在温带则以落叶的栎属植物为多。本科植物种类多，用途广，分布面积大，因而在国民经济中占重要的地位。

（五）石竹科（Caryophyllaceae） ♀* K_{4-5}，$_{(4-5)}\ C_{4-5}\ A_{5-10}\ \underline{G}_{(5-2:1:\infty)}$

石竹亚纲（Caryophyllidae）石竹目（Caryophyllales）。

草本，节膨大。单叶对生。花两性，整齐，聚伞花序或单生；萼片 4～5，分离或结合，宿存；花瓣 4～5，常有爪；雄蕊常 5～10，1 轮或 2 轮，心皮 2～5，合生，花柱 2～5，子房上位，1 室，特立中央胎座。蒴果，顶端齿裂或瓣裂，稀为浆果。胚弯曲，

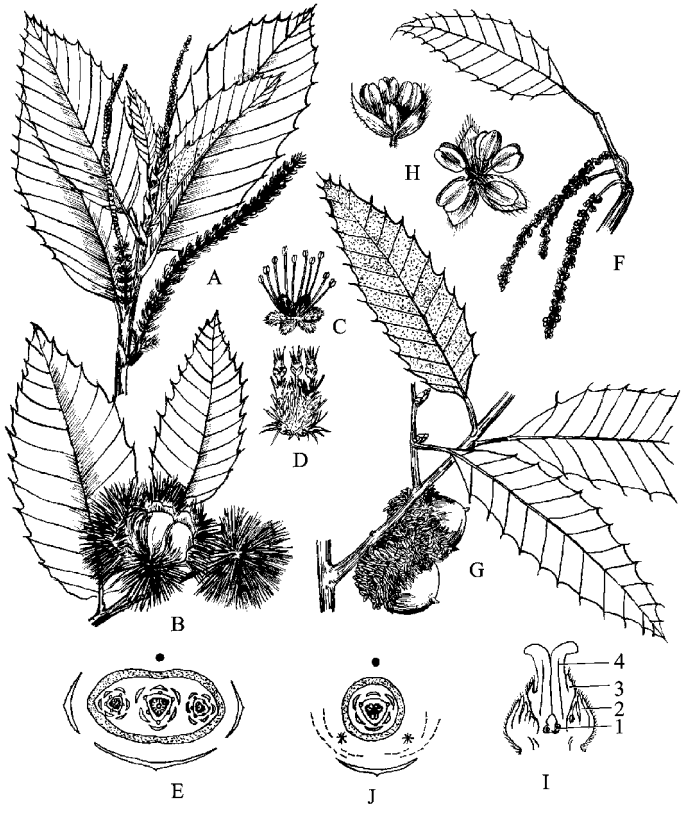


图 13－5　板栗和栓皮栎

A～D. 板栗　（A. 花枝　B. 果枝　C. 雄花　D. 雌花）　E. 栗属雌花花图式　F～I. 栓皮栎（F. 花枝　G. 果枝　H. 雄花　I. 雌花纵剖）　J. 栎属雌花花图式

1. 胚珠　2. 总苞　3. 花被　4. 花柱

具有外胚乳。染色体 X＝5～9。

本科有 75 属，约 2 000 种，广布于世界各地。我国有 22 属，约 400 种，全国分布。

石竹属（*Dianthus*），草本；花单生或成聚伞花序，萼片结合成筒，花瓣 5，具有爪，全缘或先端具有齿或细裂；雄蕊 10，2 轮；心皮 2，合生；蒴果圆柱形，顶端齿裂；本属约 300 种，欧洲、亚洲和非洲有分布；我国有 16 种。石竹（*D. chinensis* L.）（图 13－6 A～D），叶线状披针形，花瓣顶端具有细齿，分布于我国北部及中部各省区。香石竹（*D. caryophyllus* L.），植物开花时具有香气，花瓣连生，重瓣，为著名的切花植物，原产南欧，我国栽培。

本科常见的植物有繁缕［*Stellaria media*（L.）Cyr.］（图 13－6 E～H），小草本；叶为卵形，花小，萼片 5，分离；花瓣白色，先端 2 深裂；花柱 3；蒴果瓣裂；广布全国，为田间杂草。药用植物有太子参［*Pseudostellaria heterophylla*（Miq.）Pax ex Pax et Hoffm.］、麦蓝菜（王不留行）［*Vaccaria segetalis*（Neak.）Garcke］等。

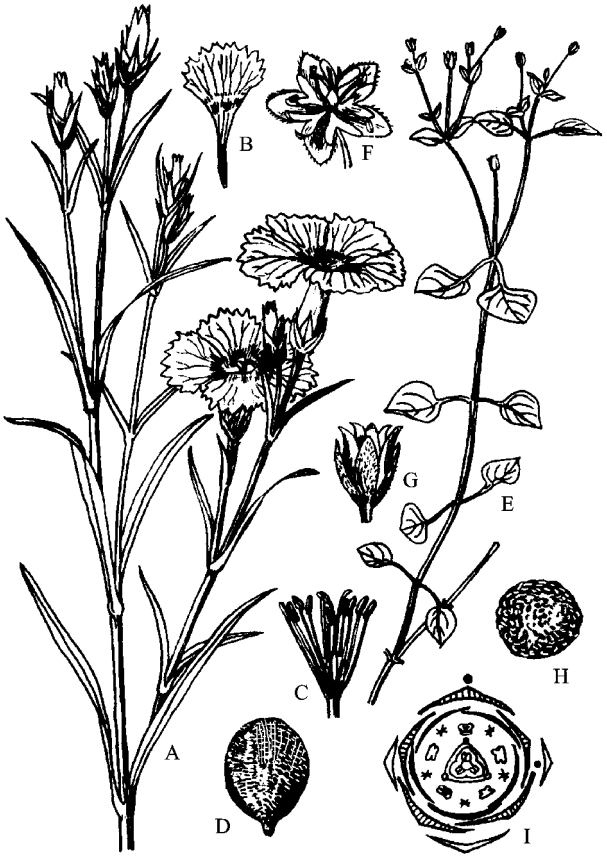


图 13－6　石竹和繁缕

A～D. **石竹**　（A. **花果枝**　B. **花瓣**　C. **雄蕊和雌蕊**　D. **种子**）

E～H. **繁缕**　（E. **花果枝**　F. **花**　G. **蒴果**　H. **种子**）　I. **石竹科**

（繁缕属）的花图式，注意雄蕊分别为 10，5，3 **的不同情形**

（六）锦葵科（Malvaceae） ♀* $K_{(5)}\ C_5\ A_{(\infty)}\ \underline{G}_{(3-\infty:3-\infty:1-\infty)}$

五桠果亚纲（Dilleniidae），**锦葵目**（Malvales）。

木本或草本。茎皮纤维发达。托叶早落，单叶互生，常为掌状脉。花常两性，辐射对称，萼片 3～5，**常基部合生，其外常具有由苞片形成的副萼；花瓣** 5，**螺旋状排列，近基部与雄蕊管连生；雄蕊多数，花丝联合成管，为单体雄蕊，花药** 1 **室，花粉具有刺；子房上位，由三至多数心皮组成三至多室，中轴胎座。蒴果或分果。染色体：**X = 5～22，33，39。

本科有 75 **属，**1 500 **种，广布于世界各地。我国有** 16 **属，**80 **种，南北各省均有分布。**

棉属（*Gossypium***），灌木状草本；叶掌状裂；副萼** 3 **或** 5，**花萼杯状；心皮** 3～5；**蒴果；室背开裂；种子外具有由种皮特化的长绵毛；本属约** 20 **种，我国** 5 **种。陆地棉（棉花** *G. hirsutum* L.**）（图** 13－7），**叶常** 3 **裂，副萼** 3，**具有尖齿** 7～13；**原产美洲，我国广为栽培；棉的纤维为棉织品的原料，棉籽可榨油，供食用或制肥皂，油饼**

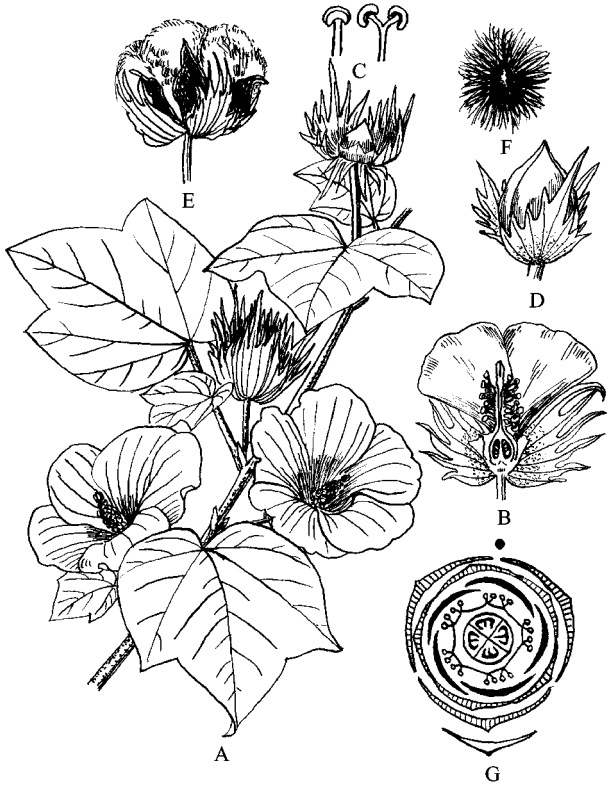


图 13－7　陆地棉

A. 花枝　B. 花纵剖　C. 雄蕊　D. 蒴果　E. 开裂的蒴果　F. 种子　G. 棉属的花图式

可作饲料和肥料，棉籽壳可用于食用菌栽培。

本科植物的经济用途，可以归结为纤维、观赏、药用及食用几个方面，其中尤以纤维为主，如洋麻（*Hibiscus cannabinus* L.）、苘麻（*Abutilon theophrasti* Medicus）为织麻袋和制绳索的主要原料。常见的观赏植物有木槿（*Hibiscus syriacus* L.），叶 3 裂，具有三出脉，花大而美丽，栽培供观赏。冬葵（*Malva verticillata* L.）的嫩苗可作蔬菜。冬葵籽和苘麻的种子均可入药。

（七）葫芦科（Cucurbitaceae）　♂：* $K_{(5)}C_{(5)}A_{1(2)(2)}$　♀：* $K_{(5)}C_{(5)}\underline{G}_{(3:1:\infty)}$

五柱果亚纲，堇菜目（Violales）。

草质藤本，有卷须。单叶互生，掌状裂，无托叶。花单性，雌雄同株或异株，辐射对称。雄花花萼 5 裂，花冠 5 裂，雄蕊 5，常两两结合，1 枚分离或完全结合成柱状，稀完全分离，花药合生，5 裂；雌花萼筒与子房合生，花瓣 5，多合生；子房下位，心皮 3，1 室，侧膜胎座。瓠果，稀蒴果。染色体：X = 7 ~ 14。

本科约 90 属，700 余种，主产于热带和亚热带。我国有 26 属，140 种，南北各省均有分布。

黄瓜属（*Cucumis*），草质藤本，卷须不分枝；叶掌状，5 浅裂，雌雄同株，雄花叶腋簇生，雌花单生；花萼 5 裂，花冠 5 深裂；雄蕊 5，两两合生，1 枚分离，外形似 3 枚

雄蕊;瓠果外面具有刺或光滑。黄瓜(*C. sativus* L.)(图 13－8)为重要的瓜类蔬菜,原产印度,现已广泛栽培。甜瓜(香瓜)(*C. melo* L.)可作水果食用,原产印度,我国栽培很久,品种很多,如哈密瓜、白兰瓜、黄金瓜等。

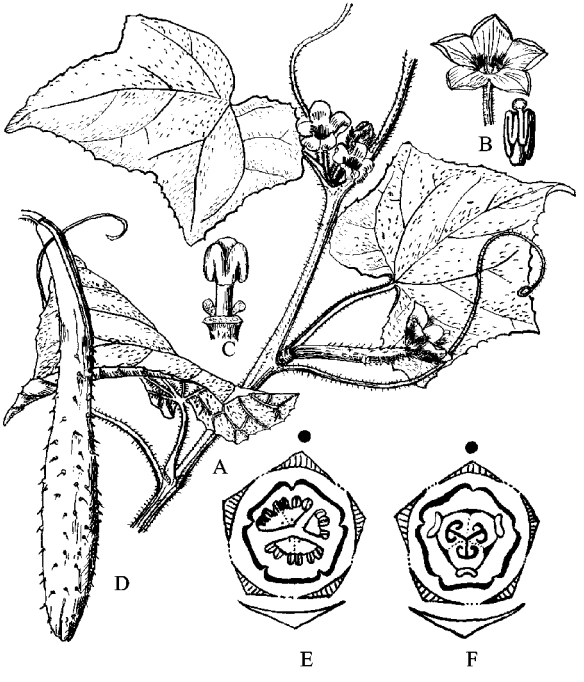


图 13－8　黄瓜

A. 花枝　B. 雄花及雄蕊　C. 雌蕊的柱头及花柱　D. 果实
E. 葫芦科雄花花图式　F. 葫芦科雌花花图式

本科常见的瓜类蔬菜还有:南瓜[*Cucurbita moschata*(Duch.) Poir.],叶浅裂,卷须分枝;雄蕊完全结合成柱状;原产亚洲南部等;种子药用或食用;果为夏季蔬菜。冬瓜(*Benincasa hispida*(Thunb.) Cogn.),原产热带亚洲,栽培作蔬菜。西瓜(*Citrullus lanatus*(Thunb.) Mansfeld),原产热带亚洲,栽培作果品,主食其胎座。丝瓜[*Luffa cylindrica*(L.) Roem.],嫩果可炒食,成熟后的维管束网称丝瓜络,供药用或洗涤器具用。苦瓜(*Momordica charantia* L.),果有瘤状突起;种子有红色假种皮;果肉味苦稍甘,作夏季蔬菜。

药用植物有:栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.),根制品称"天花粉",瓜皮及种子均为中药。罗汉果[*Siraitia grosvenori*(Swingle)C. Jafrey],果圆球形,可治咳嗽,主产于广西。绞股蓝[*Gynostemma pentaphyllum*(Thunb.)Makino],全草药用,产江南各省区。

此外,产自云南、广西等地的油渣果(油瓜)[*Hodgsonia macrocarpa*(BL.) Cogn.],大型木质藤本;雌雄异株;果可食;种子可榨油,含油量达 68.2%,是我国近年来发现的野生油料植物资源。

（八）杨柳科（Salicaceae） ♂/♀ ♂：* $K_0\ C_0\ A_{2-\infty}$　♀：* $K_0\ C_0\underline{G}_{(2:1:\infty)}$

五桠果亚纲，杨柳目（Saliales）。

落叶乔木或灌木。单叶互生，具有托叶。花单性，雌雄异株，稀同株，柔荑花序，常先叶开放；每花基部具有 1 苞片，无花被，具有由花被退化而来的花盘或蜜腺；雄蕊二至多数；子房由 2 心皮结合而成，1 室，侧膜胎座。蒴果，瓣裂。种子小，基部具有由珠柄上长出的许多绵毛；胚直生，无胚乳。染色体：X = 11、12、19、22。

本科有 3 属，约 620 种，主产北温带。我国产 3 属，320 余种，全国分布。

杨属（*Populus*），常具有顶芽，芽鳞多片；柔荑花序下垂，花具有杯状花盘，雄蕊常多数；苞片具有裂，风媒花；本属约 100 种；我国约 30 种，主要分布于北方。毛白杨（*P. tomentosa* Carr.）（图 13－9 A～G），叶三角状卵形，幼时叶背密被白色绒毛，为我国北部防护林和庭园绿化的主要树种。银白杨（*P. alba* L.），叶背密生白色绵毛，叶具有 3～5 裂，可与毛白杨区别。加拿大杨（*P. canadensis* Moench.），叶三角形，叶背光滑，为常见的行道树种。

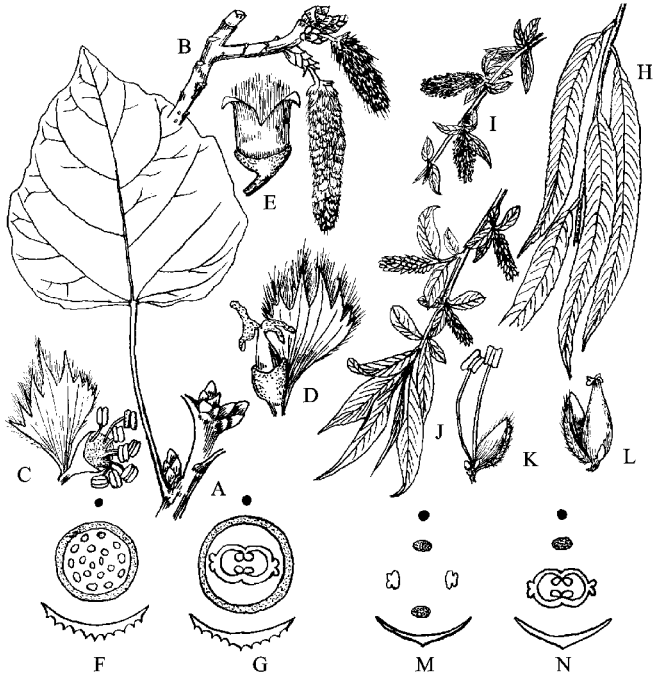


图 13－9　毛白杨和垂柳

A～G. 毛白杨　（A. 叶和芽　B. 雄花枝　C. 雄花　D. 雌花　E. 蒴果　F. 雄花花图式　G. 雌花花图式）
H～N. 垂柳　（H. 枝叶　I. 雄花枝　J. 雌花枝　K. 雄花　L. 雌花　M. 雄花花图式　N. 雌花花图式）

柳属（*Salix*），无顶芽，芽鳞 1 片，柔荑花序直立；花具有 1～2 枚腺体，雄蕊常 2；苞片全缘；虫媒花。旱柳（*S. matsudana* Koidz.），枝直立，叶为披针形，苞片三角形，雌花具蜜腺 2，为北方早春的主要蜜源植物。垂柳（*S. babylonica* L.）（图 13－9 H～N），枝细软下垂，叶狭披针形，雌花仅具 1 蜜腺，为河堤造林树种或作行

道树。

杨柳科因花单性，无花被，柔荑花序，合点受精等特征，一直被放在柔荑花序类中；由于有侧膜胎座，胚珠多数等特征，又将它归入侧膜胎座类。该科植物多为速生树种，扦插成活率高，树姿雄伟，优美，是防护林、行道树及速生材用植物的优良树种。

（九）十字花科（Cruciferae，Brassicaceae）　♂* $K_{2+2}\ C_4\ A_{2+4}\underline{G}_{(2:1:1-\infty)}$

五桠果亚纲，白花菜目（Capparales）。

多为草本。叶互生。植物体常被单毛、分叉毛、星状毛或腺毛。花两性，辐射对称，总状花序；萼片 4，2 轮；花瓣 4，十字形排列，基部常成爪，雄蕊 6，为 4 强雄蕊。子房上位，由 2 心皮合生而成，侧膜胎座，中央具有次生的假隔膜，分成 2 室，每室通常具有多数胚珠。果为长角果或短角果。种子无胚乳，胚弯曲，子叶弯曲或折叠。染色体：X = 4 ~ 15，多数为 6 ~ 9。

本科有 350 属，3000 种，全世界均有分布。我国有 90 属，约 300 种，全国分布。

芸薹属（*Brassica*），草本；基生叶具有柄，茎生叶无柄，叶的变异较大；花黄色；长角果；具喙；种子球形。本属植物是日常主要的蔬菜。常见的有：大白菜（*B. pekinensis* Rupr.），原产我国，一年生或二年生草本，为华北、东北冬春两季的主要蔬菜。青菜（小油菜）（*B. chinensis* L.），叶不结球，叶柄有狭边；原产我国，品种很多，为常见蔬菜。油菜（芸薹）（*B. campestris* L.）（图 13－10），一年生草本，是我国南方和西北各省区大量栽培的油料植物，种子含油量达 40% 左右，供食用；嫩茎叶和总花梗可作蔬菜。芸薹属植物多在早春开花，是重要的蜜源植物。

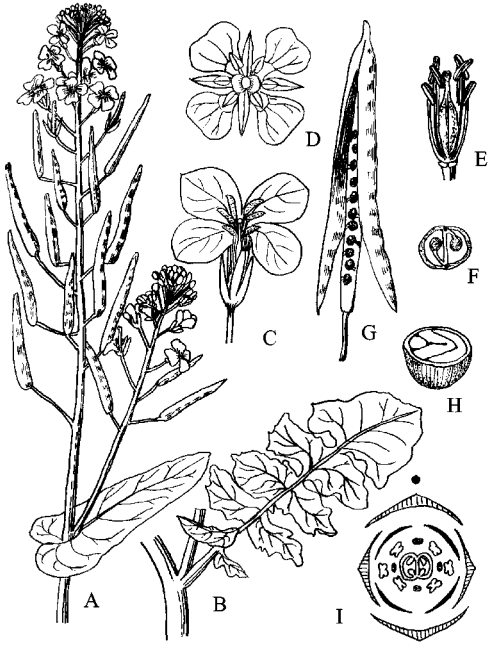


图 13－10　油菜

A. 花果枝　B. 中下部叶　C. 花　D. 花俯视观　E. 雄蕊和雌蕊
F. 子房横切面观　G. 开裂的长角果　H. 种子横切，示子叶对折　I. 芸薹属花图式

该科常见的植物还有：萝卜（*Raphanus sativus* L.），花通常为淡紫色或白色；长角果串球状，不开裂；先端具有长喙；为重要的根菜类，品种很多。荠菜［*Capsella bursa-pastoris*（L.）Medic.］，花白色；短角果，倒三角形；嫩茎叶可作蔬菜。独行菜（*Lepidium apetalum* Willd.），无花瓣，雄蕊 2；短角果，圆扇形，每室仅具有 1 种子，种子入药。松蓝（*Isatis indigotica* L.），花黄色；短角果，长圆形；根作"板蓝根"入药。观赏植物常见的有桂竹香（*Cheiranthus cheiri* L.）、紫罗兰（*Matthiola incana* R. Br.）等。

（十）蔷薇科（Rosaceae） ♂* $K_{(5)}\ C_5\ A_\infty\ \underline{G}_{\infty-1}$，$\overline{G}_{(2-5)}$

蔷薇亚纲（Rosidae），蔷薇目（Rosales）。

乔木，灌木或草本。叶互生，稀对生，单叶或复叶，常具有托叶。花两性，辐射对称，花被与雄蕊愈合成一碟状、杯状、坛状或壶状的托杯（hypanthium）（或称萼筒、花筒），花萼、花瓣和雄蕊均着生于托杯的边缘，形成周位花；花萼裂片 5，花瓣 5，分离，覆瓦状排列；雄蕊常多数；心皮多数至一枚，分离或结合；子房上位或下位。果实为蓇葖果、瘦果、梨果或核果，稀为蒴果；种子无胚乳。染色体：X = 7，8，9，17。

本科约 125 属，3 300 余种，广布全世界，主产北温带。我国 52 属，1 000 余种，全国各地均产。许多重要的果树和花卉出自本科，而且其中不少种类原产我国。

根据托杯的形状、心皮数目、子房位置和果实类型分为 4 个亚科（图 13－11）。

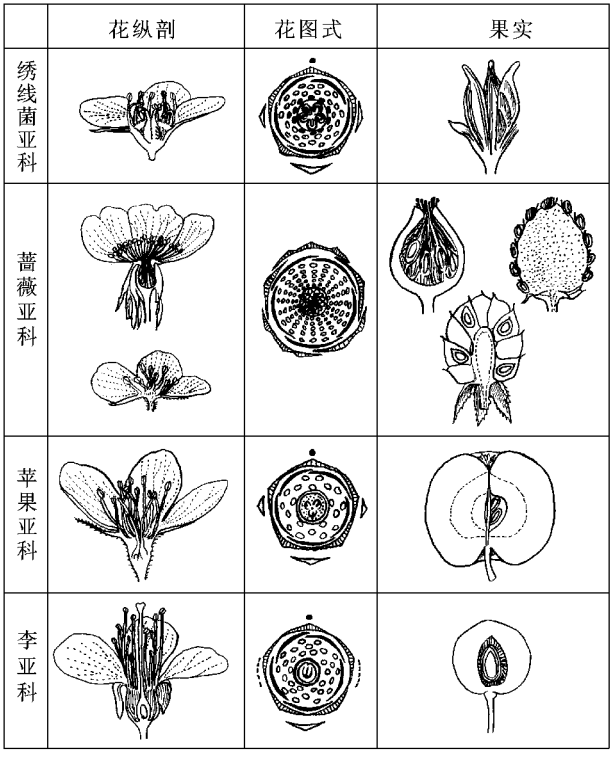


图 13－11　蔷薇科 4 亚科比较图

1. 绣线菊亚科(Spiraeoideae)

木本;多无托叶;心皮常5,分离,子房上位;蓇葖果或蒴果。

本亚科常见的种类有:中华绣线菊(*Spiraea chinensis* Maxim.),灌木;单叶,无托叶;花序伞形,心皮常5,分离;聚合蓇葖果;在我国分布很广。华北珍珠梅[*Sorbaria kirilowii*(Regel)Maxim.],奇数羽状复叶,具有托叶;顶生圆锥花序;分布在我国北部至东部,常栽培。白鹃梅[*Exochorda racemosa*(Lindl.)Rehd.],心皮5,仅花柱分离;蒴果,有5棱脊;产江苏、浙江、江西。

2. 蔷薇亚科(Rosoideae)

木本或草本;托叶发达;心皮多数,分离,着生于凹陷的托杯或突出的花托上,子房上位;聚合瘦果或蔷薇果。

本亚科常见的植物有:月季(*Rosa chinensis* Jacq.),具有刺灌木;小叶3~5;花常单生,托杯壶状,成熟时肉质而有色泽;内含多数瘦果,称为"蔷薇果";原产我国,各地栽培,为著名观赏植物。草莓(*Fragaria ananassa* Duch.),原产南美,各地栽培;果熟时花托肉质化,供食用。龙牙草(*Agrimonia pilosa* Ledeb.),羽状复叶,大小叶相间;分布几遍全国。茅莓悬钩子(*Rubus parvifolius* L.),多刺灌木;三出复叶;聚合小核果;全国广泛分布。

3. 苹果亚科(Maloideae)

木本;有托叶;心皮2~5,常与杯状托杯合生,成子房下位;梨果。

本亚科常见的植物有:苹果(*Malus pumila* Mill.),乔木;单叶,互生,具有托叶;花序伞房状;花粉红色,花柱3~5,基部合生;梨果扁球形,萼宿存;原产欧洲、西亚,我国北部至西南均有栽培;果鲜食或加工酿酒。白梨(*Pyrus bretscheideri* Rehd.),与苹果的主要区别在于花柱分离,果肉有石细胞。山楂(*Crataegus pinnatifida* Bge.),产我国北部;果鲜食或制果酱、果糕,并可药用。枇杷[*Eriobotrya japonica*(Thunb.)Lindl.],果球形,黄色或橘黄色;产我国长江流域、甘肃、陕西、河南。

4. 李亚科(Prunoideae)

木本;有托叶,叶基常有腺体;心皮单生,子房上位;核果。

常见种类有:桃[*Prunus persica*(L.)Batsch.],小乔木;叶长圆状披针形;花单生,粉红色;核果有纵沟,表面被茸毛,果核表面有沟纹;主产于长江流域;果食用,桃仁、花、树胶、枝条均入药。杏(*P. armeniaca* L.),叶卵形;花单生;核果熟时黄色,果核平滑,两侧扁;我国广布。梅[*P. mume*(Sieb.)Sieb. et Zucc.],叶卵形,具有长尾尖;花1~2朵,白色或淡红色;果黄色,有短柔毛,果核有蜂窝状孔穴;原产我国,久经栽培,品种极多,供观赏用,果实供食用或入药。

(十一)蝶形花科(Fabaceae,Papilionaceae) $\delta\uparrow$ $K_{(5)}\ C_5\ A_{(9)+1}\underline{G}_{1:1:1-\infty}$

蔷薇亚纲,豆目(Fabales)。

草本、灌木或乔木,稀藤本。羽状复叶或三出复叶,稀单叶,具有托叶和小托叶,叶枕发达。花两性,两侧对称;萼片5,常合生;花瓣5,成蝶形花冠,下降覆瓦状排列,最上一片为旗瓣,在最外方,侧面两片为翼瓣,最内两瓣为龙骨瓣。雄蕊10

枚，常 9 枚合生，1 枚分离，称为二体雄蕊。心皮 1，子房上位，1 室，边缘胎座。荚果。染色体 X = 5 ~ 13。

本科约 400 属，10 000 余种，广布全世界，为被子植物第三大科。我国有 116 属，1 000余种，全国均有分布。

大豆属（*Glycine*），一年生草本；叶具有三出复叶；总状花序；荚果具有黄色柔毛；约 10 种，分布于东半球温带和热带地区；我国有 7 种。大豆［*G. max*（L.）Merr.］（图 13－12），原产我国，主产东北，为重要的油料作物，世界各地广泛栽培。

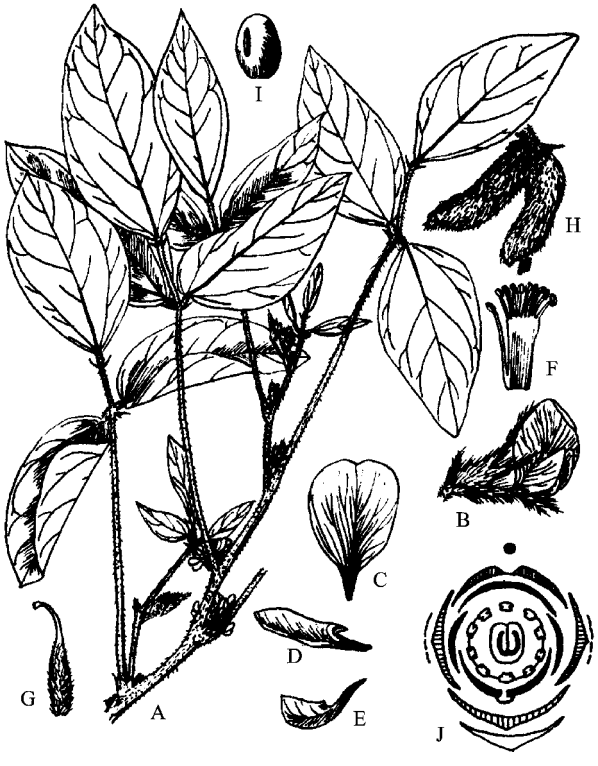


图 13－12　大豆

A. 花枝　B. 花　C. 旗瓣　D. 翼瓣　E. 龙骨瓣　F. 雄蕊　G. 雌蕊　H. 荚果　I. 种子　J. 花图式

该科经济价值较大的种类还有：落花生（*Arachis hypogaea* L.），偶数羽状复叶，小叶两对；雌蕊受精后，子房柄延伸入地下结实；荚果不开裂；源产巴西，我国广泛栽培，为重要的油料作物。豌豆（*Pisum sativum* L.），偶数羽状复叶，叶轴顶端具有卷须，托叶大。蚕豆（*Vicia faba* L.），叶轴顶端卷须特化为丝状。二者均为世界普遍栽培的豆类作物。著名的药用植物有甘草（*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.）、黄耆［*Astragalus membranaceus*（Fisch.）Bge.］、苦参（*Sophora flavescens* Ait.）等。

广义的豆科还包括豆目的另外两科：含羞草科（Mimosaceae）和苏木科（Caesalpiniaceae）。它们都具有单心皮的雌蕊，形成荚果。区别在于含羞草科花辐射对称，花冠镊合状排列，雄蕊多数；而苏木科花两侧对称，花冠上升覆瓦状排列，雄蕊 10 枚，分离。一般认为，豆目是由蔷薇科演化而来。

（十二）大戟科（Euphorbiaceae） ♂：* K_{0-5} C_{0-5} $A_{1-\infty}$　♀：* K_{0-5} C_{0-5} $\underline{G}_{(3:3:1-2)}$

蔷薇亚纲，大戟目（Euphorbiales）。

草本、灌木或乔木，稀为肉质植物，常具有乳汁。单叶，稀复叶，互生，具有托叶。花常单性，同株或异株；常成聚伞花序；花双被、单被或无被；雄花雄蕊一至多数，分离或合生；雌花雌蕊常心皮 3 合生，子房上位，3 室，中轴胎座，每室具有 1～2 枚胚珠，花柱上部常分叉。蒴果常成熟时裂为 3 分果，稀浆果或核果。种子具有胚乳。染色体：X = 7～11，12。

本科约 300 属，7 500 余种，主要分布于热带。我国有 65 属，约 400 种，各地均产，主产地为西南至台湾。

大戟属（*Euphorbia*），草本、木本或为肉质植物，具有乳汁；单叶，互生；杯状聚伞花序，外观像一朵花，外面围以绿色杯状总苞，上端有 4～5 个萼状裂片，裂片之间生有肥厚的腺体；总苞内中央有一朵雌花，周围围以 4～5 组聚伞排列的雄花；雄花仅具有 1 雄蕊，花丝和花柄间有关节；雌花无花被，心皮 3，合生，子房上位，3 室，每室具有 1 胚珠，花柱 3，上部常分为二叉；蒴果；约 2000 种，分布于亚热带及温带

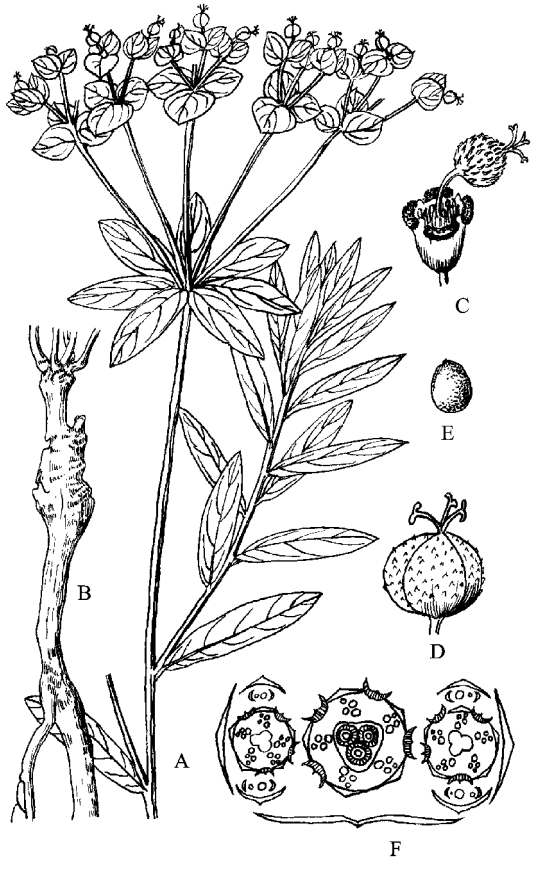


图 13－13　大戟

A. 花枝　B. 根　C. 杯状聚伞花序　D. 果实　E. 种子　F. 花序花图式

地区；我国有 60 种以上。大戟（*E. pekinensis* Rupr.）（图 13－13），叶长圆形至长椭圆倒披针形；蒴果表面具有疣；分布我国各地；根入药。一品红（*E. pulcherrima* Willd.），灌木；上部叶开花时呈朱红色；原产墨西哥，栽培供观赏。

重要的种类有：蓖麻（*Ricinus communis* L.），叶盾状着生，掌状 5 ~ 11 裂；原产非洲，我国各地均有栽培；种子含油量为 55% ~ 70%，供工业和医药用。油桐［*Vernicia fordii*（Hemsl.）Airy-Shaw.］，叶卵状，花白色，有黄红色条纹；核果近球形；分布于淮河流域以南；为重要的木本油料植物，种仁含油达 70%，是良好的油漆原料。橡胶树（*Hevea brasiliensis* Muell-Arg.），三出复叶；原产巴西，我国台湾、海南、云南有栽培；为优良的橡胶植物。木薯（*Manihot esculenta* Crantz.），原产巴西，我国南方有栽培；块根含淀粉，食用或工业用，但含氰酸，食前必须浸水去毒。巴豆（*Croton tiglium* L.），种子含油约 50%，为泻药，但有剧毒。

（十三）葡萄科（Vitaceae，Ampelidaceae） ♂* $K_{5-4}\ C_{5-4}\ A_{5-4}\ \underline{G}_{(2:2:2)}$

蔷薇亚纲，鼠李目（Rhamnales）。

藤本，具有茎卷须。单叶或复叶，互生并与卷须对生。花常两性，辐射对称；聚伞花序或圆锥花序，常与叶对生；花萼 4 ~ 5 齿裂；花瓣 4 ~ 5，镊合状排列，分离或顶部粘合成帽状；雄蕊 4 ~ 5，着生于下位花盘基部，与花瓣对生；子房上位，通常 2 心皮组成，中轴胎座。浆果。染色体：X = 11 ~ 14，16，19，20。

本科 11 属，700 余种，多分布于热带至温带地区。我国有 6 属，约 100 余种，南北均有分布。

葡萄属（*Vitis*），木质藤本，髓褐色，树皮成条状剥落，无皮孔；圆锥花序，花瓣顶端成帽状粘合，花后整个脱落。葡萄（*V. vinifera* L.）（图 13－14），原产亚洲西部，我国北部广为栽培，品种达 200 个以上，栽培已有数千年历史。

爬山虎［*Parthenocissus tricuspidata*（Sieb. et Zucc.）Planch.］，叶 3 裂或三出复叶，卷须顶端形成吸盘，浆果蓝色。吉林至广东都有分布，广为栽培，为城市垂直绿化优良树种。

（十四）芸香科（Rutaceae） ♂* $K_{5-4}\ C_{5-4}\ A_{10-8}\ \underline{G}_{(5-4,\infty:5-4,\infty:1-2,\infty)}$

蔷薇亚纲，无患子目（Sapindales）。

多为木本，全体含挥发油。叶常互生，羽状复叶或单身复叶，稀为单叶，叶上具有透明油腺点，无托叶。花常两性，辐射对称；雄蕊常 2 轮，外轮常和花瓣对生，稀多数；子房上位，花盘发达，中轴胎座。果为蒴果、浆果、核果、蓇葖果，稀为翅果。染色体：X = 7 ~ 11。

柑橘属（*Citrus*），常绿木本，常具有刺；单身复叶，叶片革质；花常两性；花瓣 5，雄蕊 15 或更多；子房 8 ~ 15 室，每室有胚珠 4 ~ 12 枚；柑果。柑橘（*C. reticulata* Blanco）（图 13－15），果扁球形，果皮易剥离；长江以南各省区均产，品种甚多。甜橙［*C. sinensis*（L.）Osbeck］，果近球形，果皮不易剥离；以广东、四川种植最多。柚［*C. grandis*（L.）Osbeck］，果大，直径 10 ~ 15 cm。柠檬［*C. limon*（L.）Burm. f.］，果味酸，可做饮料或蜜饯。柑橘类为我国南方著名水果，果肉可供食用

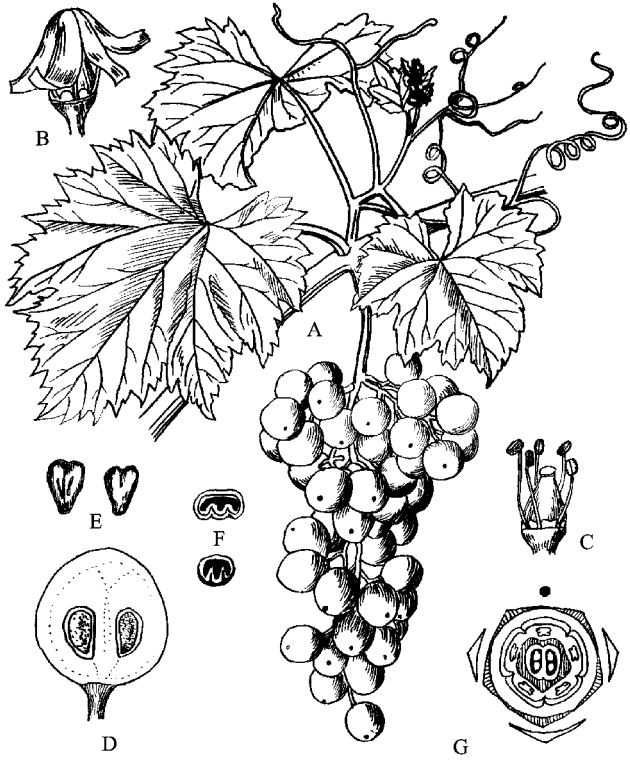


图 13－14　葡萄

A. 果枝　B. 花，示花冠成帽状脱落　C. 雄蕊、雌蕊及雄蕊间的蜜腺　D. 果实纵剖
E. 种子　F. 种子横切，示腹面有沟　G. 花图式

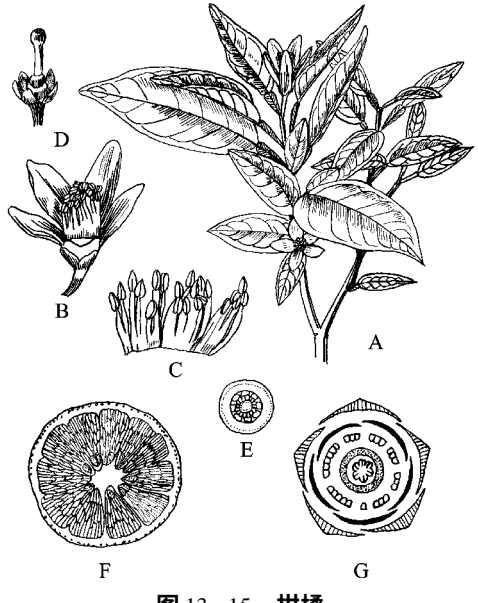


图 13－15　柑橘

A. 花枝　B. 花　C. 雄蕊　D. 花萼和雌蕊 E. 子房横切　F. 果实横切　G. 花图式

或制蜜饯，又可提取柠檬油、橙皮油、枸橼油、橙皮甙等，用于制造兴奋剂、香料、调味品及药用，经过加工的果皮及幼果有陈皮、青皮、橘红、枳壳、枳实等，都是常用的中药。

花椒（*Zanthoxylum bungeanum* Maxim.），灌木，具有皮刺。奇数羽状复叶。花单性，蓇葖果。几乎遍布全国，常见栽培。果皮作调味料，并可提取芳香油，种子可榨油。

（十五）伞形科（Umbelliferae，Apiaceae） ♀♂* $K_5\ C_5\ A_5\ \underline{G}_{(2:2:1)}$

蔷薇亚纲，伞形目（Apiales，Umbellales）。

草本，有芳香味，茎有棱。叶互生，常高度分裂，一回至多回羽状分裂或复叶，叶柄基部膨大成鞘状。复伞形花序；花小，5 基数；雄蕊与花瓣互生；子房下位，2 心皮合生，中轴胎座，2 室，每室 1 胚珠；花柱 2，基部往往膨大成花柱基（stylopodium），或称上位花盘。双悬果，成熟时分离成 2 分果，悬在心皮柄（carpophorum）上。种子胚小，胚乳丰富。染色体：X = 4 ~ 12。

本科约 300 属，3000 种，广布于全球热带和温带。我国约 90 属，600 种，各地广布。

胡萝卜属（*Daucus*），草本，有肉质根；叶二回至三回羽状裂；花白色；双悬果的棱上有刺毛；约 60 种，主产于地中海地区和亚洲温带，我国仅 1 种 1 变种。胡萝卜（*D. carota* L. *var. sativa* DC.）（图 13－16，A ~ F），二年生草本；源产欧洲大陆，全

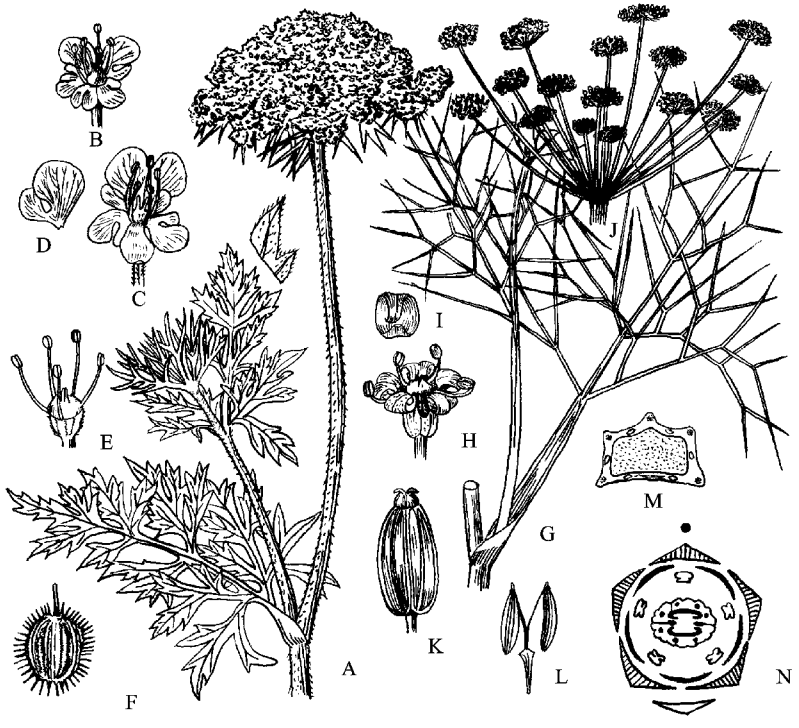


图 13－16　胡萝卜和茴香

A ~ F. 胡萝卜（A. 花枝　B. 着生在伞形花序中心的花　C. 着生在伞形花序周边上的花，示花瓣不等大　D. 花瓣　E. 去花瓣后的雄蕊和雌蕊　F. 果实）　G ~ M. 茴香（G. 茎上部叶　H. 花　I. 花瓣　J. 果序　K，L. 果实　M. 分果横切面）　N. 伞形科花图式

球广泛栽培，根作蔬菜。

茴香（*Foeniculum vulgare* Mill.）（图 13－16，G～H），叶 3～4 回羽状细裂，花黄色，双悬果的每个分果具有 5 条明显的棱，原产地中海地区，各地栽培，嫩茎叶作蔬菜，果作调味料或提取芳香油，也可入药。

本科常见的蔬菜还有芹菜（*Apium graveolens* L.）和芫荽（*Coriandrum sativum* L.）。药用植物有北柴胡（*Bupleurum chinense* DC.）、防风［*Saposhnikovia divaricata*（Turcz.）Schischk.］、白芷［*Angelica dahurica*（Fisch. ex Hoffm.）Benth. et Hook. f. ex Franch. et Sav.］、当归［*A. sinensis*（Oliv.）Diels］等。

伞形科植物的复伞形花序，雄蕊先熟，上位花盘等特征，为适应虫媒传粉创造了条件。

（十六）茄科（Solanaceae） ♀* $K_{(5)}\ C_{(5)}\ A_5\underline{G}_{(2:2:\infty)}$

菊亚纲（Asteridae），茄目（Solanales）。

多为草本。单叶或羽状复叶，互生，无托叶。花两性，辐射对称，单生或聚伞花序，常由于花轴与茎结合，使花序生于叶腋之外，花萼 5 裂，结果时常增大并宿存，花冠合瓣，5 裂，多成折扇状，雄蕊常 5，着生于花冠筒部与花冠裂片互生，花药纵裂或顶孔开裂，子房上位，常具有下位花盘，2 室，中轴胎座，位置偏斜，稀因假隔膜而成 3～5 室，胚珠多数。浆果或蒴果，种子具有丰富的肉质胚乳。染色体 X＝7～12，17，18，20～24。

本科有 85 属，约 2 800 种，广布全世界，以南美热带最为丰富。我国有 24 属，约 115 种。

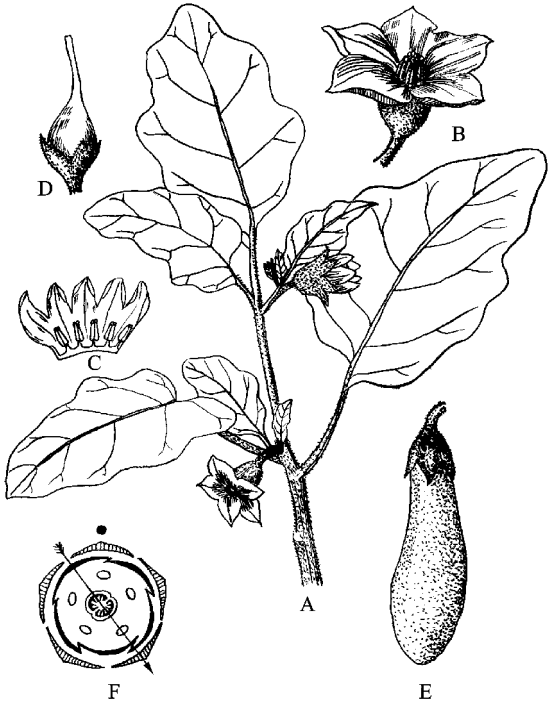


图 13－17　茄

A. 花枝　B. 花　C. 花冠及雄蕊　D. 花萼及雌蕊　E. 果实　F. 花图式

茄属(*Solanum*),花冠辐状 雄蕊 5,花药靠合,顶孔开裂 浆果 本属约 200 种,主产热带及亚热带,我国约有 39 种。茄(*S. melongena* L.)(图 13－17),全株被星状毛 单叶互生 花紫色,单生 原产亚洲热带,世界广泛栽培 果作蔬菜。马铃薯(*S. tuberosum* L.),奇数羽状复叶 聚伞花序顶生,花白色或淡紫色 浆果球形 原产南美秘鲁,世界各地广泛栽培 块茎富含淀粉,是重要的粮食作物。

本科其他重要的蔬菜有 番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.),原产南美秘鲁,果富含维生素,为重要的蔬菜和水果。辣椒(*Capsicum annuum* L.),原产南美,变种很多,果供蔬菜食用或作调味品。药用植物有曼陀罗(*Datura stramonium* L.)、枸杞(*Lycium chinense* Mill.)、天仙子(*Hyoscyamus niger* L.)、颠茄(*Atropa belladonna* L.)。重要的经济植物有烟草(*Nicotiana tabacum* L.)等。

(十七) 唇形科(Lamiaceae, Labiatae) ♀↑ $K_{(5)}\ C_{(4-5)}\ A_{4,2}\quad \underline{G}_{(2:4:1)}$

菊亚纲,唇形目(Lamiales)。

多为草本,有芳香气味。茎常四棱。叶对生,无托叶。轮伞花序(verticillaster),常再组成穗状或总状花序 花两性,两侧对称 花萼 5 齿裂或 2 唇形 唇形花冠,通常上唇 2 裂,下唇 3 裂 雄蕊 4,二强雄蕊,稀 2 枚雄蕊 子房上位,下具有肉质花盘,心皮 2,合生,4 深裂形成 4 室,每室 1 胚珠,花柱生于子房的基部。果为 4 小坚果。染色体 X = 5 ~ 11。

本科含 220 属,约 3 500 种,主要分布于地中海地区。我国有 60 属,500 种,广布全国各地,以西南地区最多。

益母草属(*Leonurus*),轮伞花序生于茎上部的叶腋内 花萼有 5 尖齿 花冠二唇形,上唇全缘,下唇 3 裂,二强雄蕊 本属约 20 种,分布于温带地区,我国 12 种,分布很广。益母草(*L. japonicus* Houtt.)(图 13－18),广布于南北各省 茎叶入药,能活血调经,祛瘀生新。

唇形科植物由于含芳香油,可提取香精,如薄荷(*Mentha haplocalyx* Briq.)、留兰香(*M. spicata* L.)。药用的种类也很多,如黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi)、藿香(*Agastache rugosa* O. Ktze.)、丹参(*salvia miltiorrhiza* Bge.)等。草石蚕(宝塔菜)(*Stachys sieboldii* Miq.),根茎串珠状,酱渍后供食用。五彩苏 [*Coleus scutellarioides* (L.) Benth.] 为常见栽培的观叶植物。一串红(*Salvia splendens* Ker. － Gawl.),原产美洲 花萼和花冠均为红色 常见栽培,供观赏。

(十八) 桔梗科(Campanulaceae) ♀* ,↑ $K_{(5)}\ C_{(5)}\ A_5\ \overline{G}_{(5-2:5-2:\infty)}$

菊亚纲,桔梗目(Campanulales)。

常为草本,具有乳汁。单叶,互生,稀对生或轮生,无托叶。花两性,单生或成聚伞花序 辐射对称或两侧对称,花萼 5 裂,宿存,花冠钟状,5 裂 雄蕊 5 心皮常 3,合生,子房下位或半下位,中轴胎座,常 3 室。蒴果,稀浆果。种子小,胚乳丰富。染色体 X = 6 ~ 17。

本科约 60 属,1 500 种,全球分布。我国有 17 属,约 150 种,南北均产,以西南地区最多。

桔梗属(*Platycodon*),多年生草本 根肥大肉质 花钟形,雄蕊 5,花丝基部膨大

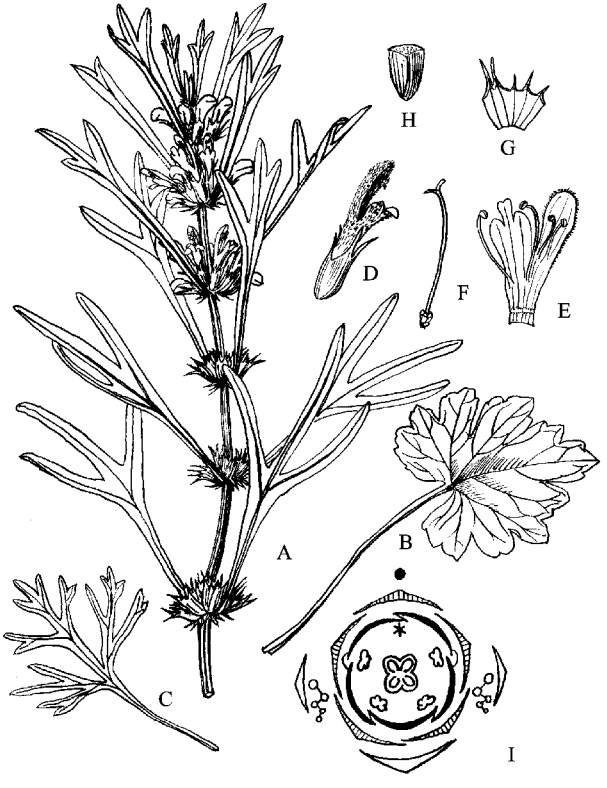


图 13－18　益母草

A. 植株上部　B. 基生叶　C. 茎下部叶　D. 花　E. 花冠展开,示雄蕊
F. 雌蕊　G. 花萼展开,内面观　H. 小坚果　I. 唇形科花图式

而彼此相连;子房半下位,5 室;蒴果圆卵形,顶端 5 瓣裂。桔梗属仅桔梗[*P. grandiflorus*（*Jacq.*）*A. DC.*]（图 *13－19*）*1* 种,全国分布,根入药,能宣肺祛痰,也可栽培供观赏。

党参[*Codonopsis pilosula*（Franch.）Nannf.],茎缠绕,花单生;花冠阔钟形或广筒形;花冠淡黄绿色;主产东北和华北等地;根入药,有强身状体,补气的作用。

观赏植物如风铃草（*Campanula medium* L.）,原产南欧,我国庭院常栽培。

（十九）菊科（Asteraceae,Compositae） ♀* ,↑ $K_{0-\infty}\ C_{(5)}\ A_{(5)}\ \underline{G}_{(2:1:1)}$

菊亚纲,菊目（Asterales）。

多为草本。叶常互生,无托叶。头状花序单生或再排成各种花序,外具有一至多层苞片组成的总苞。花两性,稀单性或中性,极少雌雄异株。花萼退化,常变态为毛状、刺毛状或鳞片状,称冠毛;花冠合瓣,管状、舌状或唇形;雄蕊 5,着生于花冠筒上;花药合生成筒状,称聚药雄蕊;雌蕊心皮 2,合生,子房下位,1 室,1 胚珠;花柱细长,柱头 2 裂。果为连萼瘦果,顶端常具有宿存的冠毛。种子无胚乳。染色体 X = 8 ~ 29。

本科约 1 100 属,约 25 000 种,广布于全世界,为被子植物第一大科。我国有 217 属,约 2 100 余种,全国都有分布。根据头状花冠类型的不同,乳汁的有无,通

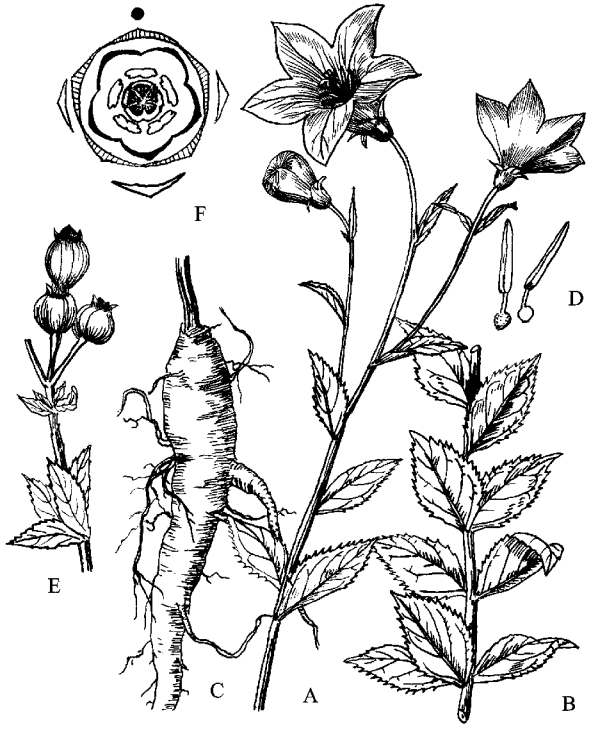


图 13－19　桔梗

A. 花枝　B. 茎和叶　C. 根　D. 雄蕊　E. 果枝　F. 花图式

常可分为两个亚科：

1. 管状花亚科(Carduoideae)

植物体不具有乳汁；头状花序全为管状花组成，或边缘为舌状花。本亚科包括菊科的绝大部分种类。

向日葵属(*Helianthus*)，草本；下部叶常对生；花序托盘状，具有托片，外层总苞叶状，边花为舌状花，盘花管状；瘦果顶端具有 2 片鳞片状的冠毛；约 100 种，主产于北美洲，我国引进栽培 10 余种。向日葵(*H. annuus* L.)(图 13－20)，原产北美，北方各省多有栽培；为重要的油料作物，并可制造奶油、肥皂和蜡烛等。菊芋(*H. tuberosus* L.)，地下块茎可食，为制酒精及淀粉的原料。

本亚科重要的还有：雪莲(*Saussurea involucrata* Kar. et Kir.)，头状花序全为管状花；为著名的药用植物，仅分布于新疆天山，已列为国家三级保护植物。菊花[*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]，原产我国，品种甚多，花、叶变化大，是著名的观赏植物。艾蒿(*Artemisia argryi* Lévl. et Vant.)和茵陈蒿(*A. capillaris* Thunb.)为常见的中药。红花(*Carthamus tinctorius* L.)，原产埃及，我国栽培；花序采摘晒干作活血通经药。苍耳(*Xanthium sibiricum* Patrin.)，总苞囊状，外面具有钩刺；全国分布；果药用或榨油。

2. 舌状花亚科(Cichorioideae)

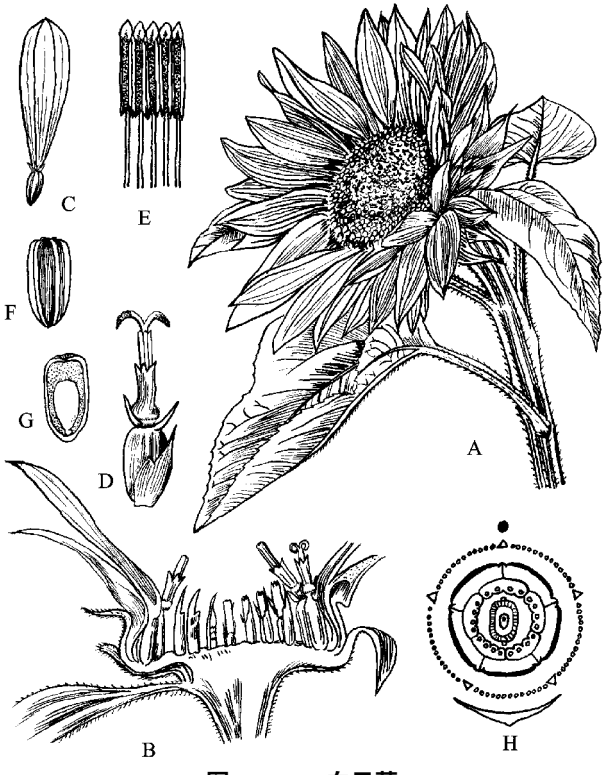


图 13－20　向日葵

A. 植株上部　B. 头状花序纵切　C. 舌状花　D. 管状花　E. 聚药雄蕊展开
F. 连萼瘦果　G. 连萼瘦果剖面　H. 菊科花图式

植物体具有乳汁，头状花序全为舌状花。

本亚科代表种类有：蒲公英（*Taraxacum mongolicum* Hand. －Mazz.），多年生草本，叶基生，头状花序单生花葶上，花黄色，瘦果具有长喙，冠毛简单，为常见杂草，广布全国各地，全草入药。莴苣（*Lactuca sativa* L.），花黄色，头状花序排成伞房状圆锥花序，原产欧洲或亚洲，各地栽培，为主要蔬菜之一，品种很多，如莴笋、生菜等。

菊科植物生活型多样，且大多为草本，花序构造和虫媒传粉高度适应，萼片特化为冠毛或刺毛，有利于果实的远距离传播，部分种类具有块茎、块根、匍匐茎或根状茎，有利于营养繁殖的进行。这些特征使菊科植物快速的发展与分布，从而达到属种数及个体数为被子植物之首。

二、单子叶植物纲（Monocotyledoneae）

单子叶植物纲，又称百合纲。根据克朗奎斯特系统，分为 5 个亚纲，19 目，65 科，50000 余种。现在仅选择其中 6 科予以介绍。

（一）泽泻科（Alismataceae） ♂* $P_{3+3}\ A_{\infty-6}\underline{G}_{\infty-6:1:1-\infty}$

泽泻亚纲（Alismatidae），泽泻目（Alismatales）。

水生或沼生草本。具有球茎或根状茎。叶常基生，具有长柄，基部鞘状。总状

花序或圆锥花序，花在花葶上轮状排列。花两性或单性，辐射对称，花被两轮，外轮3片萼片状，宿存；内轮3片，花瓣状，脱落；雄蕊六至多数；心皮六至多数，分离，螺旋状排列在突起的花托上或轮状排列于扁平的花托上；子房上位。聚合瘦果。种子无胚乳。染色体：X = 5 ~ 13。

本属约13属，90余种，广布于全球。我国有5属，13种，南北均产。

本科代表植物有：泽泻[*Alisma orientale*（Sam.）Juzep.]（图13－21 F ~ K），具有球茎草本；叶卵形或长椭圆形，具有长柄；花两性，白色；圆锥花序；雄蕊6；心皮多数，离生，轮生成一环；聚合瘦果；广布全国各地；球茎入药，有清热、利尿、渗湿功效。慈姑（*Sagittaria trifolia* L.）（图13－21 A ~ E），叶箭形；总状花序，下部为雌花，上部为雄花；雄蕊多数；心皮多数，螺旋状排列在突出的花托上；南北各省多有栽培；球茎富含淀粉，供食用或药用。

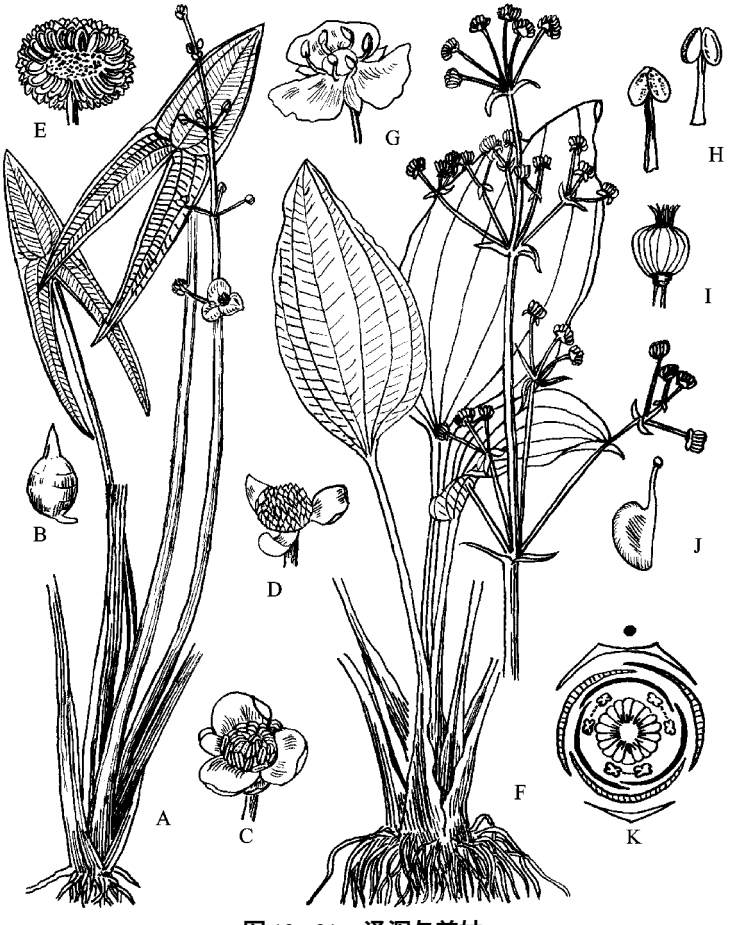


图13－21　泽泻与慈姑

A ~ E. 慈姑　（A. 植株　B. 球茎　C. 雄花　D. 雌花　E. 聚合瘦果）

F ~ K. 泽泻　（F. 植株　G. 花　H. 雄蕊　I. 雌蕊　J. 心皮　K. 花图式）

泽泻科由于花部3基数，雌、雄蕊多数，螺旋状排列于突出的花托上等特征，被认为是单子叶植物的一个古老类群。

（二）棕榈科（Areacaceae，Palmae） ♂：* P_{3+3} A_{3+3}　♀：* P_{3+3} $\underline{G}_{3,(3)}$；♂* K_{3+3} C_{3+3} A_{3+3} $\underline{G}_{3,(3)}$

棕榈亚纲（Arecidae），棕榈目（Arecales）。

乔木、灌木或木质藤本。常具有皮刺。茎木质，不分枝。叶常绿，大形，掌状分裂或羽状复叶，集生于树干顶部；叶柄基部扩大成纤维状的鞘。肉穗花序大形，多分枝，成圆锥状，佛焰苞 1 至数片；花小，淡黄绿色，两性或单性，花被片 6，2 轮，分离或合生；雄蕊 3 或 6；心皮 3，分离或结合，子房上位，1 ~ 3 室，每室 1 胚珠；花柱短。浆果、核果或坚果。种子具丰富的胚乳。染色体：X = 13 ~ 18。

本科约 200 属，3000 种，产热带和亚热带。我国有 22 属，约 84 种。

本科代表植物有：棕榈［*Trachycarpus fortunei*（Hook. f）H. Wendl.］（图 13－22），常绿乔木；叶掌状分裂；花常单性，异株，多分枝的圆锥状肉穗花序，佛焰苞显著；果实肾形或球形；分布于长江以南各省区，广泛栽培；供观赏，叶鞘纤维可制绳索、床垫、刷子等。椰子（*Cocos nucifera* L.），常绿乔木；叶大形，羽状全裂；花单性同株，肉穗花序腋生；核果状果近球形，外果皮革质，中果皮厚，有纤维，内果皮坚硬，骨质，近基部有 3 个萌发孔，里面有一种子；具有白色固体胚乳和其内的液体胚乳；广布于热带海岸；我国台湾、海南以及云南西双版纳等地均产，为热带著名水

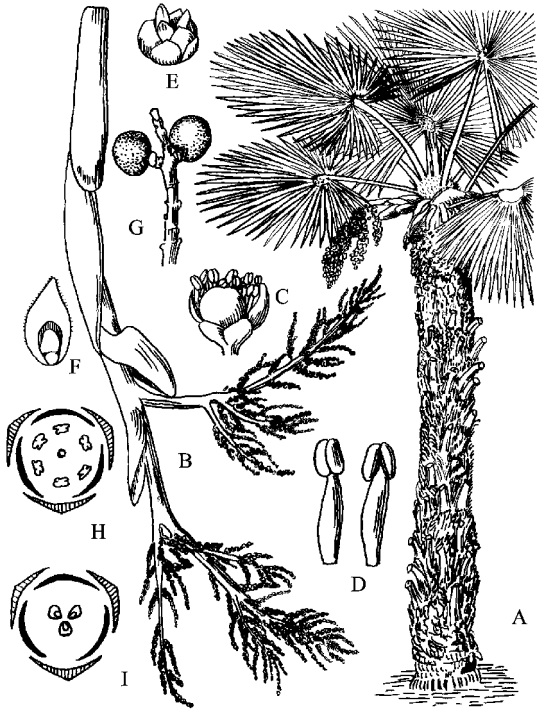


图 13－22　棕榈

A. 植株　B. 雄花序　C. 雄花　D. 雄蕊　E. 雌花　F. 子房纵切面　G. 果实　H. 雄花花图式　I. 雌花花图式

果。蒲葵(*Livistona chinensis* R. Br.),常绿乔木,叶掌状分裂,叶柄具有刺,产我国南部,嫩叶可制蒲扇。近年从非洲引入海南等地的油棕(*Elaeis guineensis* Jacq.),果肉含油 80% 以上,为重要的油料植物。

(三) 禾本科(Gramineae, Poaceae) ♀ P_{2-3} $A_{3,6}$ $\underline{G}_{(2-3:1:1)}$

鸭趾草亚纲(Commelinidae),莎草目(Cyperales)。

草本或木本。地上茎通常圆筒形,特称为秆,秆上有明显的节和节间,节间多中空。单叶互生,2 列,叶分为叶片、叶鞘两部分,叶鞘包着秆,常在一边开裂(包着竹竿的称箨鞘),叶片带形、线形至披针形,具有平行脉(箨鞘顶端的叶片称箨叶);在叶片与叶鞘交接处生有叶舌(箨鞘和箨叶连接处的内侧舌状物称箨舌),叶鞘顶端的两侧常各具有 1 耳状突起,称叶耳(箨鞘顶端的两侧耳状物称箨耳),叶舌和叶耳的形状常用作禾草区别的重要特征。花序是以小穗为基本单位,在穗轴上再排成穗状、指状、总状或圆锥状;小穗是一个缩短的简单花序,每个小穗有一个短的小穗轴,基部有一对颖片(glume),生在下面或外面的 1 片称第一颖(外颖),生在上方或里面的 1 片称第二颖(内颖),颖片上方生有 1 至多数小花(floret);每朵小花的基部有一对苞片,称外稃和内稃,外稃顶端或背部常具有芒,内稃膜质,常被外稃所包;在子房基部,内外稃间有 2 或 3 枚特化为透明而肉质的小鳞片(相当于花被片),称为鳞被(浆片),其作用在于将外稃和内稃撑开,使柱头和雄蕊容易伸出花外,进行传粉;小花由内稃和外稃包裹鳞被、雄蕊和雌蕊组成,通常两性;雄蕊常 3;雌蕊由 2 ~ 3 心皮合生而成,子房上位,1 室,1 胚珠,柱头常成羽毛状。颖果。种子含丰富胚乳。染色体:X = 2 ~ 23。

本科约 500 属,8000 余种,广布于世界各地。我国有 220 属,约 1 200 余种。通常分为竹亚科和禾亚科 2 个亚科,也有分为 3,5 或 7 个亚科的。

1. 竹亚科(Bambusoideae)

木本;主秆叶(秆箨)与普通叶明显不同;箨叶常缩小而无中脉;普通叶叶片有短柄,且与叶鞘相连处成一关节,易自叶鞘脱落。

代表种类有:毛竹(*Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie)(图 13-23),秆圆筒形;新秆有毛茸与白粉,老时无毛;小枝具有叶 2 ~ 8;分布于长江流域和以南各省区以及河南、陕西;是我国最重要的经济竹种,笋供食用,箨供造纸,秆供建筑,也可用于编制各种器具。佛肚竹(*Bambusa ventricosa* McClure),秆异形,畸形秆,节间瓶状,栽培供观赏。

2. 禾亚科(Agrostidoideae)

草本;主秆叶即普通叶,叶片中脉明显,通常无叶柄,叶片与叶鞘之间无明显关节,也不易自叶鞘脱落。

小麦属(*Triticum*),一年生或二年生草本;穗状花序直立,顶生,小穗有小花 3 ~ 6,无柄,单独互生于穗轴各节;约 20 种,分布于欧洲、地中海及亚洲西部。我国常栽培的如小麦(*T. aestivum* L.)(图 13-24),秆高可达 1 m;叶片条状披针形,叶舌、叶耳较小;穗状花序由 10 ~ 20 个小穗组成;颖片近革质,顶端有短尖头;外稃厚纸质,先端通常具有芒;内稃与外稃近等长;花两性,鳞被 2,雄蕊 3,花柱羽毛状;颖

果椭圆形，易与秕片脱离；为我国北方重要的粮食作物，栽培的品种和类型很多。

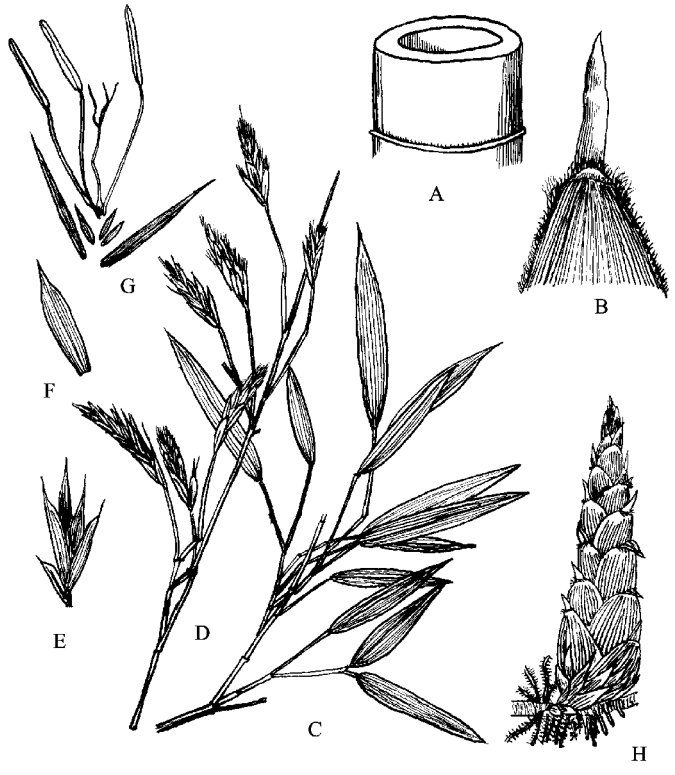


图 13－23　毛竹

A. 秆的一段，示秆环不显著　B. 秆鞘顶端的腹面观　C. 叶枝　D. 花枝
E. 小穗丛的一部分　F. 颖片　G. 小花展开　H. 竹笋

本亚科重要的粮食作物还有：水稻（*Oryza sativa* L.），一年生草本；叶舌 2 裂；圆锥花序顶生，小穗两性，颖退化成半月形，含 3 小花，仅顶花结实，其余 2 花仅有 1 枚外稃，雄蕊 6；原产亚洲热带，现在世界各地广泛栽培，为重要的粮食作物。高粱（*Sorghum vulgare* Pers.），一年生栽培作物；秆实心；圆锥花序顶生，小穗成对着生，一有柄，一无柄，有柄小穗单性或中性，无柄小穗两性，穗轴顶端 1 节有 3 小穗；北方各省多有栽培，籽粒供食用，制饴糖及酿酒。玉蜀黍（*Zea mays* L.），一年生栽培作物；秆实心；基部节处常有气生根；顶部着生雄性的开展的圆锥花序；叶腋内抽出圆柱状的雌花序，雌花序外包有多数无叶片的叶鞘，花柱细长丝状伸出于总苞外；全世界广泛栽培，为主要的粮食作物之一。

禾本科植物与人类的关系密切，具有重要的经济价值。它是人类粮食的主要来源。同时也为工农业提供了丰富的资源，很多禾本科植物是建筑、造纸、纺织、制药、酿酒、制糖、家具及编制的主要原料。在畜牧业方面，它又是动物饲料的主要来源。此外，该科植物多靠根状茎蔓延繁殖，覆盖地面，有绿化环境，保护堤岸，保持水土及海滩积淤等作用。

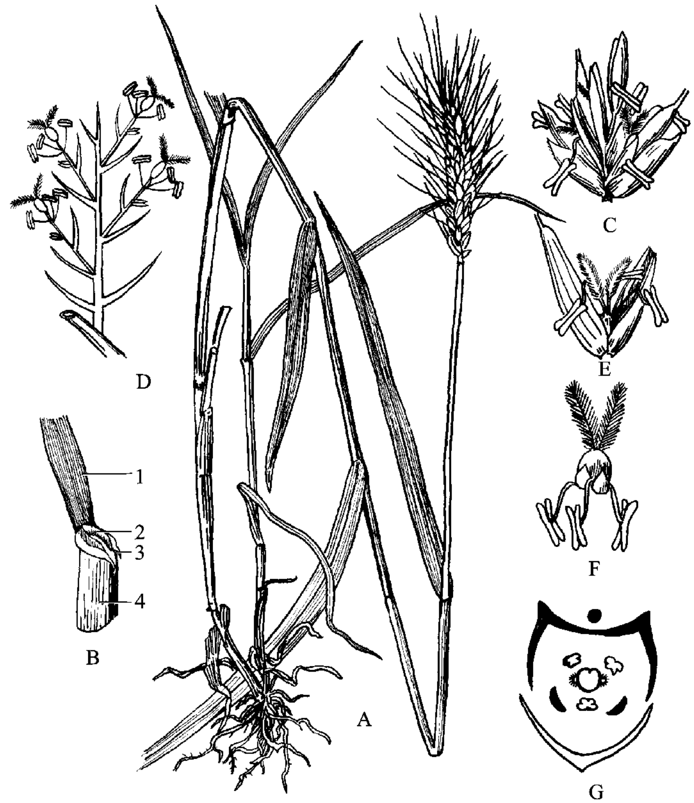


图 13-24　小麦

A. 植株　B. 叶，示叶舌和叶耳　C. 小穗　D. 小穗模式图　E. 小花
F. 除去内外稃的小花　G. 花图式
1. 叶片　2. 叶舌　3. 叶耳　4. 叶鞘

（四）姜科（Zingiberaceae） ⚥ ↑ $K_3\ C_3\ A_1\ \overline{G}_{(3)}$，⚥ ↑ $P_{3+3}\ A_1\ \overline{G}_{(3)}$

姜亚纲（Zingiberilae），姜目（Zingiberales）。

草本。通常有芳香。具有匍匐或块状根茎。地上茎常很短，有时为多数叶鞘包叠而成假茎。叶二列互生，叶鞘顶端常有叶舌，叶片具有羽状平行脉。花两性，两侧对称；花被片 6，2 轮；萼片 3，合生成管；花瓣 3，后方 1 片最大，基部合生成管；雄蕊仅内轮中线后方 1 枚能育，内轮 2 枚侧生雄蕊结合成唇瓣，外轮雄蕊常有消失或侧生 2 枚退化成花瓣状；心皮 3，合生，子房下位，3 室，中轴胎座，稀 1 室，具有多数胚珠。蒴果或浆果状。种子具丰富的胚乳，常有假种皮。染色体：X＝9～18。

本科 47 属，约 1 000 种，主产热带，以亚洲东部和东南亚为最丰富。我国有 17 属，约 110 种。

姜（*Zingiber officinale* Rose.）（图 13-25），根状茎肉质，指状分枝。茎高约 1 m，叶片披针形，无柄。穗状花序由根茎抽出；苞片淡绿色；花冠黄绿色，唇瓣倒卵圆形，下部二侧各有小裂片，有紫色、黄白色斑点。原产太平洋群岛，我国南部广为栽培。根茎含辛辣成分和芳香成分，入药能发汗解表，温中止呕，解毒，又作调味

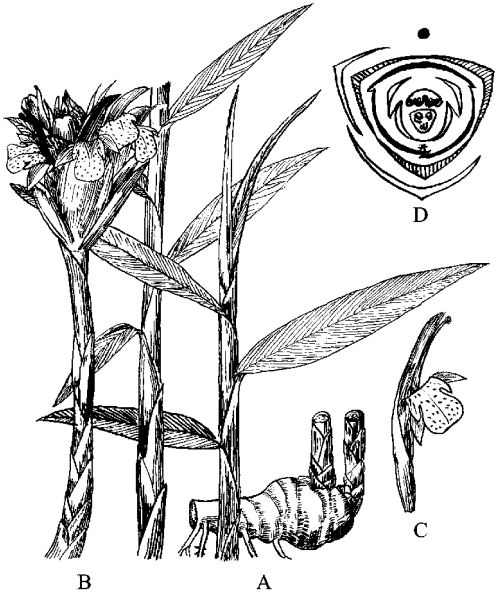


图 13－25　姜

A. 枝叶及根状茎　B. 花枝　C. 花　D. 花图式

品或蔬菜。

本科还有多种药用植物：砂仁（*Amomum villosum* Lour.），产于广东、广西、云南、福建等地，果为芳香性健胃、祛风药；郁金（*Curcuma aromatica* Salisb.）、莪术［*Curcuma zedoaria*（Berg.）Rose］的根茎及块根均供药用。

（五）百合科（Liliaceae） ♀* $P_{3+3}\ A_{3+3}\ \underline{G}_{(3:3:\infty)}$

百合亚纲（Liliidae），百合目（Liliales）。

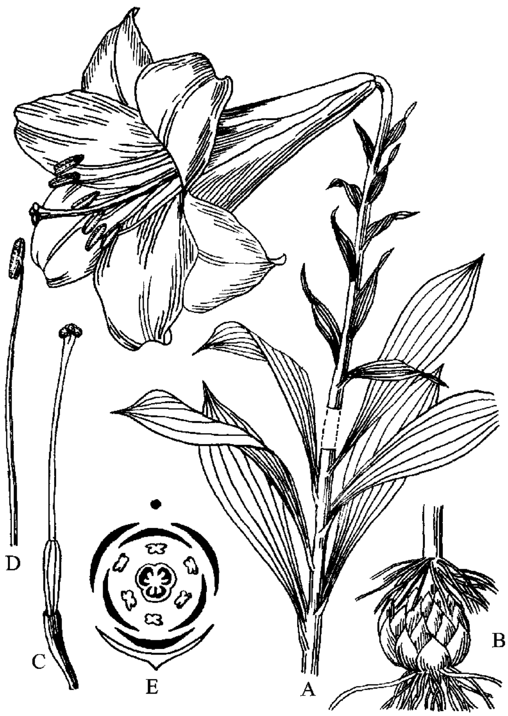
通常为草本。地下具有根状茎、鳞茎、块茎或球茎。叶通常为单叶，互生或基生，少轮生或对生。花大而显著，总状、穗状、圆锥状或伞形花序。花两性，辐射对称，花被 6，2 轮，花瓣状；雄蕊 6，2 轮；心皮 3，合生，子房上位，3 室，中轴胎座，每室常具有多数胚珠。蒴果或浆果。种子具有胚乳。染色体：$X = 3 \sim 27$。

本科约 240 属，4000 种，广布于全世界。我国有 60 属，约 600 种，产南北各省区，以西南地区最丰富。

百合科的划分很不一致，有人把百合科分为许多科，如黄花菜科（Hemerocallidaceae）、天门冬科（Asparagaceae）、龙血树科（Dracaenaceae）、葱科（Alliaceae）、菝葜科（Smilacaceae）、延龄草科（Trilliaceae）、假叶树科（Ruscaceae）、芦荟科（Aloeaceae）、龙舌兰科（Agavaceae）、石蒜科（Amaryllidaceae）等。克朗奎斯特系统采用较为广泛的百合科，以上各科除菝葜科、芦荟科、龙舌兰科外，都归入百合科。为了讲授方便，作者依习惯将具有伞形花序、下位子房的石蒜科（包括龙舌兰科中的子房下位类群）分为独立的科。

百合属（*Lilium*），多年生草本；具有鳞茎，鳞片肉质，无鳞被；花大而美丽，单生

或排成总状花序;花被漏斗状,基部具有蜜槽;子房圆柱形,柱头3裂;蒴果,室背开裂;种子多数;约80种,分布于北温带;我国有39种,南北均有分布。百合(*L. brownii* F. E. Br. var. *viridulum* Baker)(图13-26),叶倒披针形或倒卵形;花被片白色,背面淡紫色,无斑点;分布于东南、西南、河南、河北、陕西和甘肃,常栽培,供观赏。卷丹(*L. lancifolium* Thunb.),和百合区别在于叶腋常具有珠芽;花橘红色,有紫黑色斑点,花被片反卷;几乎全国分布。山丹(*L. pumilum* DC.),叶线形;花鲜红色,无斑点,花被片反卷;分布于东北、华北、西北等地。



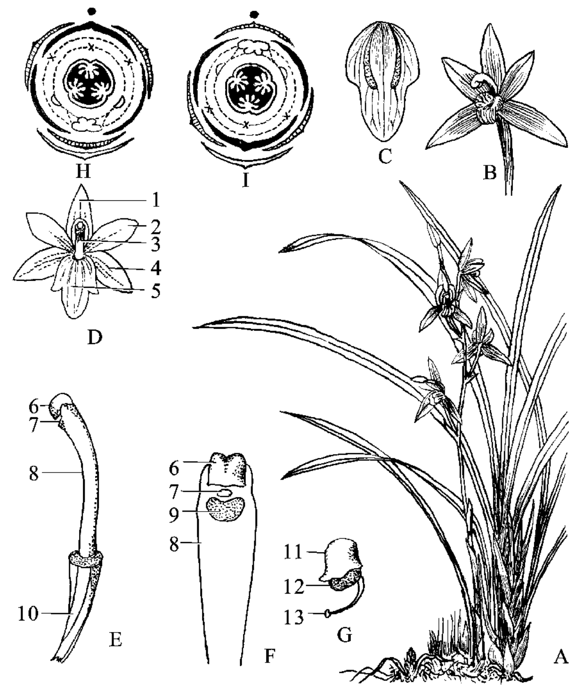


图13-26　百合
A. 植株上部　B. 鳞茎　C. 雌蕊　D. 雄蕊　E. 花图式

葱属(*Allium*),多年生草本;鳞茎包有被膜;叶基生,叶鞘闭合,具有葱蒜味;伞形聚伞花序,具有膜质总苞;蒴果;约500种,主要分布于北温带,我国有110种,除野生种类外,有多种为著名蔬菜,如韭菜(*A. tuberosum* Rottl. ex Spreng)、蒜(*A. sativum* L.)、葱(*A. fistulosum* L.)、洋葱(*A. cepa* L.)等。

本科有多种药用植物,如黄精(*Polygonatum sibiricum* Redouté)、玉竹[*P. odoratum* (Mill.) Druce]、麦冬[*Ophiopogon japonicus* (L. f.) Ker-GawL.]、藜芦(*Veratrum nigrum* L.)等;也有许多著名的观赏植物,如郁金香(*Tulipa gesneriana* L.)、风信子(*Hyacinthus orientalis* L.)、玉簪[*Hosta plantaginea* (Lam.) Aschers.]。

(六)兰科(Orchidaceae) ⚥ ↑ $P_{3+3}\ A_{3-1}\ \overline{G}_{(3:1:\infty)}$

百合亚纲,兰目(Orchidales)。

草本。单叶互生,常排成2列,基部常具有包茎的叶鞘。花常两性,两侧对称,

花被片 6,2 轮,外轮 3 片为萼片,常花瓣状,中央 1 片称中萼片,两侧的 2 片称侧萼片;内轮两侧的 2 片称花瓣,中央的 1 片特化为唇瓣(labellum),唇瓣常 3 裂或中部缢缩而分为上唇与下唇,基部有时成囊或距,内有蜜腺,常因子房成 180°角扭转,而使唇瓣由近轴上方转到远轴下方;雄蕊和花柱及柱头合生成合蕊柱(columna),呈半圆柱形,面向唇瓣,最上部为花药;合蕊柱的顶部前方常具有 1 突起,由柱头不育部分变成,称为蕊喙(rostellum),能育柱头通常位于蕊喙下面,一般凹陷,充满黏液;雄蕊 1 或 2 枚,稀 3 枚,花粉常结合为花粉块;雌蕊由 3 心皮合生,子房下位,1 室,侧膜胎座,柱头 3,通常 2 个能接受花粉。蒴果;种子极小而多,无胚乳。染色体:X = 6 ~ 29。

本科共有 700 余属,20000 多种,广布于热带、亚热带与温带地区,为被子植物第二大科。我国约有 150 属,1000 余种,主要分布于长江流域和以南各省区。

兰属(*Cymbidium*),附生、陆生或腐生草本;茎极短或变态为假鳞茎;叶革质,带状;总状花序,直立或俯垂;花美丽而雅致,有香味;花被张开,蕊柱长;花粉块 2 个;蒴果长椭圆形;约 50 种,主要分布于亚洲热带和亚热带,我国有 20 余种,常见栽培的有建兰[*C. ensifolium* (L.) Sw.](图 13—27,A ~ C)、墨兰[*C. sinense* (Andr.) Willd]、蕙兰(*C. faberi* Rolfe)、春兰[*C. goeringii* (Rchb. f.) Rchb. f.]等,均为著名的观赏植物。

本科有许多著名的观赏花卉,如石斛(*Dendrobium nobile* Lindl.)、蝴蝶兰(*Phalaenopsis amabilis* Bl.)、卡特兰(*Cattleya labiata* Lindl.);药用植物有白芨[*Bletilla striata* (Thunb.) Rchb. f.]、天麻(*Gastrodia elata* Bl.)等。

兰科植物在进化过程中和昆虫传粉紧密地相互适应着。首先花的色彩和香气很容易引起昆虫的注意,在花的基部或距内,或在唇瓣的褶皱中产生花蜜。原来在上面的唇瓣,由于子房扭转,使唇瓣转向下面,成为昆虫的落脚台,昆虫落在唇瓣上,头部恰好触到花粉块基部的粘盘上,离开时将花粉块粘着在昆虫的头部,当昆虫向另一花采蜜时,粘盘恰好又触到有黏液的柱头上,把花粉块卸在花的柱头上,完成异花授粉作用。

第六节 被子植物的分类系统概要

按照植物之间的亲缘关系,建立起植物自然进化系统,说明被子植物间的演化关系,是植物分类学家长期以来所努力的目标。但由于有关被子植物起源、演化的证据不足,到目前为止,还没有一个比较完善的分类系统。下面主要介绍当前较为流行的 4 个分类系统。

一、恩格勒系统

这一系统是由德国植物学家恩格勒(A. Engler)于 1892 年编制的一个分类系

统。在他与百兰特(K. Prantl)合著的23卷巨著《植物自然分科志》(Die naturilichen Pflanzenfamilien)(1887—1915)和《植物分科志要》(Syllabus der pflanzenfamilion)中采用了这个系统。在第11版的《植物分科志要》(1936)里,将植物界分为14个门,其中1~13门为隐花植物,第14门为种子植物。种子植物门分为裸子植物亚门和被子植物亚门。被子植物亚门分为单子叶植物和双子叶植物2个纲。将单子叶植物放在双子叶植物之前,将柔荑花序类植物作为被子植物的原始类群。把双子叶植物分为古生花被亚纲(离瓣花类)和后生花被亚纲(合瓣花类),共计有55目,303科。

恩格勒系统经多次修订,在《植物分科志要》第12版(1964)中,已将单子叶植物移在双子叶植物的后面,但基本系统大纲没有多大改变,并把植物界分为17门,其中被子植物单独成立被子植物门,共包括2纲,62目,343科。

恩格勒系统是被子植物分类学史上第一个比较完善的分类系统。迄今为止,世界上除英法以外,大部分国家都采用本系统。我国的《中国植物志》、多数地方植物志和大多数的植物标本馆(室)都采用了恩格勒系统,主要是采用《植物分科志要》第11版(1936)和第12版(1964)这两个版本中的系统。

二、哈钦松系统

这个系统是英国植物学家哈钦松(J. Hutchinson)于1926年和1934年先后出版的包括两卷的《有花植物科志》(The Families of Flowering Plants)一书中发表的,在1959年和1973年进行了两次修订,由原来的105目332科增加到111目411科。

哈钦松系统是在英国学者边沁(Bentham)和虎克(Hooker)的分类系统以及美国植物学家柏施(Bessey)的花是由两性孢子叶球演化而来的概念(即真花学说)为基础发展而成的。它认为两性花比单性花原始;花各部分分离、多数比合生、定数原始,螺旋状排列比轮状排列原始;木本较草本原始。它还认为被子植物是单元起源的,双子叶植物以木兰目和毛茛目为起点,从木兰目演化出一支木本植物,从毛茛目演化出一支草本植物,认为这两支是平行发展的;无被花和单被花是后来演化过程中退化而成的;柔荑花序类各科来源于金缕梅目。单子叶植物起源于双子叶植物的毛茛目,并在早期分化为3个进化线:萼花区(Calyciferae)、冠花区(Corollifilorae)和颖花区(Glumiflorae)。

本系统和恩格勒系统相比,有了很大进步,主要表现在把多心皮类作为演化的起点,在不少方面阐明了被子植物的演化关系。但是,这个系统也存在着很大的缺点,由于他坚持将木本和草本作为第一级区分,导致许多亲缘关系很近的科被远远分开,如草本的伞形科和木本的五加科、山茱萸科分开,草本的唇形科和木本的马鞭草科分开。这个系统发表后,在世界上很少使用,但在我国受到了相当的重视,如北京大学生物系、华南植物研究所、广西植物研究所和昆明植物研究所等单位的植物标本馆(室)都采用了这个系统进行排列标本,由这三个研究所分别编写的《广州植物志》、《广东植物志》、《海南植物志》、《广西植物志》、《云南植物志》以及

北京大学汪劲武教授编写的《种子植物分类学》都采用了这个系统。后来的塔赫他间系统、克朗奎斯特系统都是在此基础上发展起来的。

三、塔赫他间系统

苏联植物分类学家塔赫他间(A. Takhtajan)自 1942 年起开始发表自己的系统,并多次修订(1954,1959,1966,1969,1980,1986,1987,1997)。在 1980 年修订的分类系统中,他把被子植物分成 2 纲,10 亚纲,28 超目,92 目,410 科,经过 1987 和 1997 年的二次修订,该系统的亚纲、超目、目和科的数目均有增加,结果,新修改的系统包括 17 亚纲,71 超目,232 目,591 科。

塔赫他间主张被子植物单元起源,认为被子植物起源于种子蕨;草本植物是由木本植物演化而来的;认为木兰目是最原始的被子植物代表,由木兰目发展出毛茛目及睡莲目;单子叶植物起源于原始的水生双子叶植物的具有舟形花粉的睡莲目;柔荑花序类各目起源于金缕梅目。他打破了传统的把双子叶植物纲分成离瓣花亚纲和合瓣花亚纲的概念,增加了亚纲的数目,使各目的安排更为合理;在分类等级方面,于"亚纲"和"目"之间增设了"超目"一级分类单元,对某些分类单元,特别是目和科的范围和安排都作了重要的变动。

本系统是当代著名的分类系统。由中山大学和南京大学生物系编写的《植物学》(系统、分类部分)的被子植物分类部分就是按该系统编写的。

四、克朗奎斯特系统

这个系统是美国分类学家克朗奎斯特(A. Cronquist)1957 年在所著的《双子叶植物目、科新系统纲要》(Outline of a new system of families and orders of dicotyledons)一文中发表的,1968 年在所著的《有花植物分类和演化》(The evolution and classification of flowering plants)一书中进行了修订,在 1981 年所著的《有花植物分类的完整系统》(An integrated system of classification of flowering plants)中进一步修订,修订后的系统将被子植物分为 2 纲,11 亚纲,83 目,383 科。

克朗奎斯特的分类系统也采用真花学说及单元起源的观点,认为被子植物起源于一类已经绝灭的种子蕨;现代所有生活的被子植物各亚纲,都不可能是从现存的其他亚纲的植物进化而来的;木兰亚纲是有花植物基础的复合群,木兰目是被子植物的原始类群;柔荑花序类各目起源于金缕梅目;单子叶植物来源于类似现代睡莲目的祖先,并认为泽泻亚纲是百合亚纲进化线上近基部的一个侧支(图13-28)。

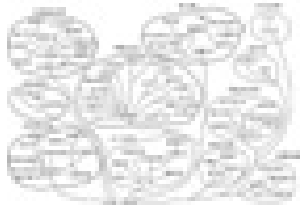


图 13-28 克朗奎斯特有花植物亚纲和目的系统关系图(1981)

克朗奎斯特系统接近于塔赫他间系统，但是个别分类单元的安排仍有较大的差异，未设“超目”一级分类单元，科的数目也有所压缩，范围也较适中，因此该系统自发表后受到了普遍的重视，在美国高等院校的植物分类教学中多采用该系统。在我国，吴国芳等编写的高等师范院校用的《植物学》被子植物部分采用了本系统，辽宁大学生物系和浙江林学院的植物标本室也采用了本系统。本教材中科的排列即依据本系统进行的。

分支系统学简介

分支系统学（cladistics）是德国昆虫学家 Willi Hennig（1913—1976）提出的一种用于重建系统发育的方法学，也称为系统发育系统学（phylogenetic systematics）（Hennig，1966）、Hennigian 系统学，或分支主义（cladism）。它与表征系统学、进化系统学形成了系统学和进化研究的 3 门方法学（Stuessy，1990）。它的最终目的是建立一个真正的植物系统发育系统。

分支系统学一般采用外类群（outgroup）的办法，把分类学性状划分为原始的祖征和演化的衍征。所谓外类群，就是所讨论类群的一个近缘类群。根据祖征和衍征的分布，把所讨论的分类群按照二分歧式的分支和节点，组成一个分支图（cladogram）或系统发育树（phylogenetic tree）。某个分类群越具有较多的祖征，它就可能越靠近分支图的“根”部；而越具有较多的衍征，它就可能越远离分支图的根部。相同节点下的类群相对于其他节点下的类群有近缘的关系。因此，分支图表达了分类群的亲缘关系和分类，分支的顺序和过程刻画了进化和系统发育的关系。

分支系统学有两个基本原理，即单系类群（monophyletic group）和简约性（parsimony）。单系类群不同于并系类群和复系类群，它是指该类群的成员为同一个祖先源出的全部后裔。并系类群则不包含来自一个共同祖先的所有后裔，而是其部分后裔。如裸子植物和藻类植物，动物中的爬行类和无脊椎动物。复系类群是指来自不同祖先的后裔，该类群是基于趋同或独立衍生性状而产生的相似性，而不是基于共同祖先性状的遗传。如以“具有萼距”性状为基础的毛茛科翠雀属（*Delphinium*）和凤仙花科凤仙花属（*Impatiens*）组成一个复系类群。分支系统学要求所讨论的类群是单系类群。

分支系统学中简约性假设是指在构建分支图时，性状分布和演化的步长最短。也就是假定进化的过程是最为简约的。由于分类群的性状变化以及采用构建分支图的方法不同，会产生不同形状和步长的分支图，它需要用简约性来选择，进化步骤最少的分支图便作为最可靠的系统发育假设；而且常常会出现多个或非常多的等步长的分支图。因此，如何计算并选择一个可供系统学家分析的分支图是分支系统学家面临的根本问题。在某种意义上，促使分支系统学实质性进展的是方法的数量化和如何在计算机上实现。分支系统学发展到今天，已有较完善的方法学和计算机软件，计算机可以绘出完备的分支图。

分支系统学构建分支图的方法，在简约性的假设下，有所谓的最大简约性法（maximum parsimony）（即一般的中位值法），有概率论的最大似然法（maximum likelihood），图论的和谐性（compatibility）分析，组合数学的对分树法（splittree）；也有丰富和可用的计算机软件，如 PAUP（Swofford，1998），Hennig86（Farris，1988），PHYLIP（Felsenstein，1995），但目前在生物系统学和进化研究中最常用的是 PAUP。

分支系统学最初大多是对形态学特征进行祖征、衍征等的极性分析，然后构建分类群分支图。随着分子生物学的发展，分支系统学近年来广泛用于基因序列数据的处理，并由此构建系统发育树（Nei，Kumar，2000）。Chase 等（1993）的“种子植物的系统发育：叶绿体 rbcL 的核甘酸序列分析”的研究，就是用分支系统学的方法，以 rbcL 基因顺序重建了种子植物的系统发育，得出了一些重要结论。

系统学与地理学历来都是关系密切的两门学科。特别是分支系统学的发展直接促进了分支生物地理学（cladistic biogeography）的产生和发展，用以重建分类群分布区之间的地理学历史。其基本思路是在分类群分支图的基础上，通过用分布区置换它所分布的分类群，从而得到一个分布区分支图。

由于分支系统学取样的客观性，计算过程尽量减少了人为的干扰，其结果的可信度也随之提高，所以受到人们的重视。不过，进化学派对他们只研究单系类群持有不同看法，认为应该接受并系类群作为分类的单位。所以，分支系统学仍然需要进一步地研究和完善。

参考文献

1. 徐克学．数量分类学．北京：科学出版社，1994
2. 钟扬，李伟，黄德世．分支分类的理论与方法．北京：科学出版社，1994
3. Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana：University of Illinos Press，1996
4. Humphries C J，Parenti L R. Cladistic biogeography. Oxford：Oxford University Press，1999
5. Nei M，Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford：Oxford University Press，2000
6. Salemi M，Vandamme A. Phylogenetic handbook. Cambridge：Harvard University Press，2003
7. Stuessy T F. Plant taxonomy. New York：Columbia University Press，1990
8. Swofford D L. PAUP：Phylogenetic analysis using parsimony. Sunderland：Sinauer Associates，1998

（张明理 中国科学院植物研究所 研究员）

思考与探索

1. 被子植物在哪些方面比裸子植物更能适应陆生生活？为什么被子植物能在近亿年来成为地球上最繁盛，种类最多，分布最广的植物类群？
2. 对被子植物进行分类并建立分类系统有什么意义？
3. 为什么说木兰目（科）是被子植物中最原始的类群？
4. 如何认识金缕梅亚纲（柔荑花序类）在被子植物系统演化中的地位？
5. 菊科植物的哪些特征使其成为被子植物的第一大科？
6. 定点观察某种植物，记录其生长发育过程，揭示其物候学特性。
7. 根据本教材介绍的 25 个科的特征，编写一个分科检索表。
8. 采集周围的 10 ~ 15 种不同类型的开花结果植物，通过对花果的解剖观察，编写一个分种检索表。
9. 查阅资料，概述现代种子植物分类在理论和方法学上有何新成就和新进展？
10. 比较分析书中介绍的 4 个著名被子植物分类系统的要点、理论依据和应用情况，你对其有何评论？

第十四章

植物的进化和系统发育

提 要 本章主要介绍了30多亿年以来植物进化的证据、进化的方式和进化的基本理论，并从纵向的发展上分析了植物界从低等到高等、从简单到复杂、从水生到陆生的进化趋势，概述了原核藻类和植物界进化发展的6个主要阶段，对原核藻类、真核藻类、裸蕨和蕨类植物、苔藓植物、裸子植物、被子植物的可能起源和发展进行了分析和推断。本章的窗口是“植物分子系统发育研究”，简介了通过测定植物的DNA序列来研究植物系统发育的优点、取得的进展和存在的问题。

地球上的生命史约有30多亿年。当今地球生物圈的各种生境中生活的30多万种植物、100多万种动物，以及各种菌类、原核生物等，都是在这个漫长的历史长河中，由原始的生命形式逐渐演化而来的。19世纪，达尔文（Charles Darwin，1809—1882）根据他的亲身考察并仔细地分析所获得的各种证据，总结了在他以前一些学者的有关观点，划时代地创立了科学的进化学说，深刻地阐明了生物的物种不是神创的，也不是一成不变的，而是在遗传变异的基础上通过自然选择和各种隔离方式，在适应环境变化的过程中，不能适应的被淘汰，能适应的被保存，从而产生了一些与其自身不同的新的种类。这个过程自地球上的生命出现以后就一直不断地进行着。旧的不适应的种类不断地绝灭，新的能适应的种类向前发展，形成了一条永不中断的历史长河。生物的这种发展变化过程就是进化或演化（evolution）的过程。今天地球上生存的各种生物只不过是几十亿年来生物进化的一个阶段和结果。今后仍然会有一些种类绝灭，新种又会不断地产生，使生命的发展不断地向前推进。

第一节　植物进化的证据

一、化石证据

化石(fossils)是古代生物留下的遗迹,是过去曾经在地球上生存过的生物的直接证据,也是地球上生物发展进化的真实记录。生活在地球上的古代植物,由于火山爆发、暴风雨袭击、野火焚烧、洪水破坏等植物大量死亡。这些植物的残体在腐烂之前,有可能被水中的泥沙掩埋,或埋没在火山灰里,这些泥沙经过漫长的地质作用变成岩石过程,其中的植物残体就变成了化石。植物化石通常分为印痕化石(impressions)和矿化化石(petrifections)两类。印痕化石是植物残体在形成化石的过程中被分解掉,最后仅留下植物的印模。矿化化石是植物残体尚未腐烂分解时被水中的硅质、钙质或铁质渗入,形成了硅化、钙化或铁化矿石。矿化化石可以较完好地保存植物的形态和细胞结构。此外,有时植物腐败的降解产物,还可以保存为‘化学化石”,如叶绿素的降解物卟啉,这种稳定的物质可指示这一沉积以前,肯定有绿色植物生存。由此可见,化石在研究植物的起源、发展和进化中具有极其重要的作用,它是植物进化过程的直接证据。如由于在距今 4 亿年前的志留纪晚期发现了光蕨(*Cooksonia*)的化石,就可肯定原始的维管植物在那时已经产生。

二、比较解剖学的证据

比较解剖学在植物进化上也是重要证据,如古蕨属(*Archaeopteris*)最早被归于蕨类植物,但后来根据其解剖结构发现木质部是由具缘纹孔的管胞所组成,这一结构是裸子植物的典型特征,故将有这类解剖特征而无种子的植物归为‘原裸子植物门”,并推测裸子植物的各类群是由原裸子植物进一步演化来的。再如关于退化痕迹问题 根据盖子植物纲中一些种类有两性花退化的痕迹,故推测它们和具有两性孢子叶球的本内苏铁可能有亲缘关系。同样,主张具有两性花为原始被子植物的学者,也推测被子植物与本内苏铁之间有亲缘关系。

三、个体发育中重演现象的证据

个体发育中常可重演系统发育过程中的某些特征,如藻类、苔藓、蕨类和裸子植物中的苏铁、银杏,其个体发育中均产生具有鞭毛的细胞,这表明它们在系统发育中有亲缘关系。根据运动细胞的鞭毛类型和生长位置,又可以推测各类植物亲缘关系的远近,如绿藻类运动细胞的鞭毛为尾鞭型,顶生,多为 2 条(也有 4 条、8 条或多条),而苔藓植物的精子为 2 条,近顶生,尾鞭型 蕨类也为尾鞭型,有的 2 条顶生,有的多条,故推测苔藓、蕨类都可能是由绿藻类进化而来的。褐藻的个体发育中虽有具有鞭毛的运动细胞,但为 2 条侧生,且 1 条茸鞭型,1 条尾鞭型,所以它们不可能是苔藓和蕨类的祖先 红藻的个体发育中不产生鞭毛细胞,故和高等植物的亲缘关系很远。

四、生理生化的证据

生理生化指标在植物进化中具有重要意义，如血清鉴别。在分析两种植物的亲缘关系时，制取两种植物的蛋白质浸液，分别注入兔或其他动物体内，过一段时间后，动物体内对该蛋白质有了反应后，分别取出动物体的血液制成抗血清，再将二者混合，观察其沉淀反应情况，即可鉴别二者亲缘关系的远近。有的学者曾用血清鉴别法的结果，绘制出被子植物亲缘关系系统图，大体上与形态学的研究结果一致。

采用同工酶法，根据电泳技术，分析同工酶的谱带也可鉴别植物间亲缘关系的远近。

去氧核糖核酸碱基的沉淀系数也可用于系统进化的研究，因为其沉淀系数是随年代增多而增加的。有人在研究细菌的进化中发现，原始的嫌氧异养的梭状芽孢杆菌的核酸沉降系数为 25 ~ 32 S，乳酸菌为 33 ~ 45 S，进步的光合细菌中的紫硫细菌为 64 S，非紫硫细菌为 60 ~ 69 S，喜氧异养的放线菌是 63 ~ 75 S，小球菌为 65 ~ 75 S。

五、分子生物学的证据

近年来的研究表明，核酸（DNA，RNA）和蛋白质分子组成单体的排列顺序中，保留了大量的进化信息。由于分子水平上的进化是通过核苷酸（或氨基酸）的取代而进行的，所以在两个物种中，相应的核酸或蛋白质顺序的差异数目，即可提供表明它们亲缘关系的远近。结构越相似，亲缘关系越近，反之，亲缘关系越远。再如细胞色素 c，是在生物氧化中起重要作用的一种蛋白质，可以通过测定各种植物细胞色素 c 的氨基酸顺序的差异，推断出植物间的系统关系。

其他还有遗传学上的证据，生物地理学上的证据等等。

第二节　植物进化的方式

植物界经历了 30 多亿年的发生、发展和进化过程，从植物界的进化历程和各个大类群的特征，可以看出植物界有如下的一些主要进化方式：

一、上升式进化

上升式进化（asscending evolution）又称复化式进化或全面进化，即植物由低等到高等，由简单到复杂的进化方式，是植物体从细胞结构、形态结构、生理、生殖等综合的全面的进化过程。进化的结果是植物组织结构逐渐复杂化、完善化，而且不

断地从低等的植物演化出新的高级种类和类群。这是植物界,也是生物界进化的主干。上升式进化方式的内容可表现为下述一些基本点:

① 在细胞结构上从原核到真核,或从原核到间核,再到真核。

② 在形态结构上从单细胞到群体或丝状体,再到多细胞体;从无分化到有分化,从简单分化到复杂分化;从原植体到拟茎叶体再到具有真正的根、茎、叶的植物体;从无维管组织到有维管组织。

③ 在生殖器官上从单细胞结构到多细胞结构,再到具有不育细胞套层的多细胞结构;从无花的结构到无花被的花,再到具花被的真正的花。

④ 在生殖方式上从营养繁殖到无性生殖,再到有性生殖,有性生殖又从同配到异配,再到卵配;受精过程由离不开水到产生花粉管,完全摆脱了水的限制,进而发生双受精。

⑤ 在生活史上从营养繁殖到无性生殖完成生活史,到有核相交替(合子减数分裂或配子减数分裂),再到世代交替(孢子减数分裂);世代交替又从同形世代交替到异形世代交替,最进步的为孢子体发达的异形世代交替,配子体由能独立生活到变为寄生于孢子体上。

⑥ 在种子上从无(仅具有孢子)到具有裸露种子,再到有子房包被种子形成果实。

⑦ 在生活环境上从水生到陆生;从仅能狭幅适应环境到广幅适应环境。

二、下降式进化

在植物的进化中有些情况和上升式进化的情况相反,如有些被子植物又从陆生回到水生环境中,其输导组织也退化了;还有些风媒传粉的植物其花被又消失了等等。这种现象并不是表明这些植物原始,而是在具体的环境条件下经过选择所形成的适应特征,相对地简化了一些器官或组织,以减少一些能量和物质的消耗。这种退化现象表明植物的另一种进化趋向,称为下降的进化或演化(descending evolution),或称简化式的进化。

三、趋同进化

在进化过程中,一些亲缘关系相当疏远的植物,由于生活环境和生活条件相同,在长期的适应过程中,在形态结构和生理机能上形成了相似的特征,这种进化方式称为趋同进化(convergent evolution)(图 14-1)。如蕨类植物中的木贼类和裸子植物中的麻黄类,它们在形态上都有明显的节和节间,常使人混淆,但它们的亲缘关系相当疏远。再如美国南部的仙人掌科植物和非洲的大戟属(*Euphorbia*)的某些种之间,在形态上都无叶、具有刺、多棱、肉质茎,这是它们长期生活在干热气候条件下所形成的相似的形态和结构特点,即为趋同进化的结果,尽管它们各自的祖先不同。

四、趋异进化

来源于共同祖先的一个种或一个植物类群，由于长期生活在不同的环境，产生了两个或两个以上方向发展的变异特征称趋异进化（divergent evolution）（图 14－1）。如被子植物中的毛茛属植物，经过趋异进化，形成了水中的水毛茛，沼泽中的石龙芮，旱地的金毛毛茛等各种生态特点的毛茛类植物。趋异进化的结果使一个物种适应多种不同的环境而分化成多个在形态、生理上各不相同的种，形成一个同源的辐射状的进化系统，即为适应辐射（adaptive radiation），从而可产生新的种或类群。趋异进化是自然界生物进化的普遍形式，是分化式（植物种类或类型由少到多）进化的基本方式，是植物多样性的基础。

五、平行进化

来源于共同祖先的两个或两个以上的植物种或类群，由于后来又生活在类似的生态环境中，形成了相似的适应性特征，这种进化方式称为平行进化（parallel evolution）（图 14－1）。如双子叶植物中，合瓣花类的各个目均由共同祖先发生，通过平行进化，产生了相似的特征。平行进化和趋同进化有些类似，二者的主要区别是：平行进化一般指亲缘关系较近的植物种或植物类群，经过平行进化产生相似的特征；而趋同进化是指亲缘关系较远的植物种或类群，由于适应相同的生境而形成了相近的特征。

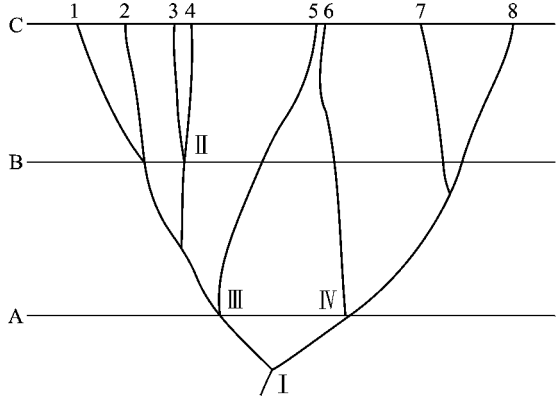


图 14－1　趋同进化、趋异进化和平行进化

在 A 水平：由Ⅲ和Ⅳ类群经趋同进化产生 5，6 新类群，它们来源于不同的祖先，具有相似性；

在 B 水平：由类群Ⅱ经平行进化产生 3，4 新类群，二者形态特征类似；

在 C 水平：由Ⅰ类群经趋异进化产生 1～8 类群

六、特化或专化

有些植物在适应特殊条件或特殊环境时，发展了一些特殊的构造，如有些虫媒传粉的植物，其花被或雄蕊极度特化，只能适应某一类昆虫进行传粉，这种现象称为特化或专化（specialization）。这种特化现象没有大的发展前景，是一条危险的道路。一旦这种昆虫不存在，这种特化的植物将不能传粉而不能繁育后代，它们即面临灭绝的危险，因此，特化或专化的进化趋势在某种意义上说是一条危险的道路。

七、渐变式进化与跳跃式进化

达尔文学说和综合进化论均主张进化是微小的突变的积累。自然选择导致的进化是缓慢的、渐变的过程，即渐变式的进化，而跳跃式的进化（saltation）是指生物的调节基因发生突变而引起的生物大突变。渐变式的进化和跳跃式的进化在生物的进化中都是存在的。

此外，有必要指出植物（和一切生物）进化的不可逆性，即植物的进化是不可逆的，已经演变的物种，不可能回复到祖型，已绝灭的物种不可能重新产生，凡进化了的植物均不可复原。这一规律是由古生物学家多洛提出的，被称为多洛定律。同时这一定律也提醒了人们必须重视生物多样性保护。

第三节 生物进化的基本理论

对于生物进化机制的解释曾有多种学说，如拉马克的“用进废退”和“获得性遗传”的学说，其基本结论是错误的，已被否定。19 世纪达尔文提出了以自然选择学说为基础的“进化理论”影响最大，而且基本思想是正确的。20 世纪以来进化理论进一步得到发展，又提出了“综合进化论”（The Evolutionary Synthesis）、“分子进化的中性学说”（Neutral Theory of Molecular Evolution）等，这些学说对达尔文的进化理论都作了进一步的修改、补充、丰富和发展。下面重点介绍达尔文的自然选择学说并概括介绍近代一些有代表性的理论。

一、达尔文的自然选择学说

达尔文从实践中认识到，人工育种的成功需要适当的选择和生物的变异两个因素。1838 年他把马尔萨斯（T. Malthus）“人口论”的观点应用到生物界，初步概括出以生存斗争为基础的自然选择学说（natural selection）。1859 年他发表了具有重大意义的巨著《物种起源》一书，更明确地提出了以自然选择理论为基础的进化学说，该学说对神创说是一个致命打击，其基本观点如下：

① 遗传是生物的普遍特征。生物的遗传性能使物种保持和稳定。

② 生物都存在变异，每一代都有变异，没有 2 个生物个体是完全一样的。引起变异的原因是生物的本性（遗传性）和生活条件的改变。变异可遗传。

③ 人工选择的实质是利用生物的变异，把对人有利的变异保存和累积起来，连续选择使成显著变异，以培育出有益于人的品种。家养品种来源于野生生物。

④ 生物是按几何级数增加个体数量的，但由于生活条件有限，就必然发生生存斗争，其结果是适者生存，不适者被淘汰。

⑤ 自然选择是生物进化的主要力量。自然选择作用于微小的能遗传的不定变异，在长时期内朝一定方向就可能创造出新的生物类型，甚至新种。

尽管达尔文的理论还存在一些不够明确或不当之处，如‘ 获得性可遗传 ’的问题等，但其基本观点是正确的，所产生的影响和作用是划时代的。

二、综合进化论和分子进化的中性学说

综合进化论根据受控条件下的实验结果对达尔文理论进行了修改和发展，如该理论认为生物进化的单位不是个体，而是种群 ；摒弃了获得性可遗传的观点 ；指出生物进化的机制是基因突变、自然选择和隔离等。

分子进化的中性学说是以大量的分子生物学的资料，从分子水平上提出的进化理论。该理论认为多数或绝大多数突变都是中性的，中性突变对生物既没有好处，也没有害处，对生物的生殖力和生活力没有影响，也不引起生物表型的改变。认为生物的进化是中性突变在自然群体中随机的‘ 遗传漂变 ’的结果，而与选择无关。该学说的倡导者木村资生（M. Kimura，1924—1994）指出他并不是否定自然选择学说，并肯定生物的形态、行为和生态性状等表现型就是在自然选择下进化的，因此，该学说也可以视为是在分子水平上对达尔文理论的补充和发展。

三、隔离在植物物种形成和植物进化中的重要作用

隔离（isolation）主要指地理隔离和生殖隔离两种类型，二者是密切联系的，而且地理隔离可能导致生殖上的隔离。隔离的作用就是使被隔离的两群植物个体之间不能发生杂交。一个种群被地理隔离成几个种群，彼此之间不能接触和杂交，这就阻止了彼此间的基因交流。隔离一段时间后，被分隔的几群，由于所处的环境不同，各自向着不同的方向发展，以至于变得完全不同。这样，如果再把它们放在一起，杂交不能进行，由此表明二者已形成为不同的物种。经过长时间地理隔离后，也就产生了真正的遗传学隔离。隔离的方式多种多样，如生态隔离、栖息地隔离、季节性隔离、配子隔离、发育隔离、杂种不育等等。真正的隔离只有在长时间的隔离情况下发展形成了生殖隔离后才能达到。隔离的结果就会产生出新类型，先是亚种，然后是新种，植物也就不断地向前发展和进化。

四、单元起源和多元起源

在探讨植物界的进化时必然涉及到植物的祖先,在这个问题上一直存在着两种观点:一个是单元论,一个是多元论,二者的主要根据和论点简介如下:

(一) 单元论

单元论(monophyletic theory)者认为两个或两个以上的植物类群,虽然在形态结构等许多方面存在不同的差异,但却来源于一个共同的祖先,其理论依据是:首先,一个物种在进化过程中只能形成一次,不可能重复发生;第二,某一类群虽然经过趋异进化产生出不同的许多新类群,但它们的一些结构和功能特点仍有普遍的一致性。如被子植物虽然种类繁多,形态特征各异,但它们都有一致的形态构造,如根、茎、叶、花、果实等;生殖过程都有双受精现象;生活史中都是孢子体占绝对优势,独立生活,配子体极度退化,寄生于孢子体上;在细胞结构上都具有细胞壁、细胞核、叶绿体、线粒体,含有相同的叶绿素成分;在分子水平上(DNA,RNA)也有明显的一致性等。由被子植物扩大到整个植物界,在细胞结构、营养方式、代谢和遗传等方面的基本图式也是一致的。

(二) 多元论

所谓多元论(polyphyletic theory),即主张不同的植物类群是由不同的祖先演化而来的,如有人认为不同的真菌是由不同的藻类失去叶绿素演化来的。也有人认为被子植物也是来源于不同的植物类群,彼此平行发展。如 Wieland1929 年提出了被子植物多元起源的观点,认为被子植物分别与本内苏铁、科达类、银杏类和松杉类以及苏铁类有关。Meeuse 认为被子植物至少是从 4 个不同的祖先演化而来的。多元论者认为尽管一个物种不能重复发生,但一些结构和功能则可重复发生,如种子在种子蕨、裸子植物和被子植物中均出现;再如异孢现象以及导管等也在不同的地质时期和不同植物中出现。

根据现代科学的发展和在各个领域对植物的深入研究,应该承认,单元论学说在哲学上和理论上具有正确性,但多元论也有其一定道理。仍以图 14-1 来分析,不难看出,从不同的水平就会得出不同的结论,如从 A 水平上看,所演化出的 8 个类群来源于 2 个祖先,若从 A 水平以下看则来源于 1 个祖先;但从 B 水平上看,8 个类群则来自 6 个祖先,所以,如果这样全面地辩证地看,单元论和多元论似无根本冲突,而且可互相补充。至于对植物的某个类群是否是一个自然类群,即是否是同一个祖先演化来的,在一般情况下不能仅从外部形态特征来确定,而应该从多学科进行全面分析,包括形态学、细胞学、分类学、地理学、生态学、古生物学、生物化学、分子生物学等,只有这样,才能搞清植物种和类群的亲缘关系及其进化发展的情况。

五、植物的个体发育和系统发育

（一）植物的个体发育

个体发育（ontogeny）是指任一植物个体，从其生命活动的某一阶段开始（如孢子、种子或合子等），经过一系列的生长、发育、分化、成熟（包括形态上、生理上和生殖等），直到重又出现开始阶段的全过程。个体发育的全过程也称生活周期（life cycle）或生活史（life history）。

（二）植物的系统发育

系统发育（phylogeny）是指某种、某个类群或整个植物界的形成、发展、进化的全过程。

个体发育和系统发育是植物发展进化中两个密不可分的过程，个体发育是系统发育的环节，又可反映系统发育过程的某些特性，如一些高等植物，甚至一些原始的裸子植物，在个体发育中精子具有鞭毛，反映了系统发育中经历过水生和有鞭毛细胞的阶段。一方面个体发育由系统发育所决定，另一方面个体发育又使系统发育不断地延续和发展，因为个体发育的遗传性，使其产生的后代保持了亲代的特性，但个体发育过程又或多或少地发生了变异，经过长期的自然选择，有利于种族繁衍和生存的变异到一定阶段就会发生质的飞跃，就会产生新种，系统发育过程也就继续不断地向前发展。没有个体发育，系统发育也就停止。

第四节　植物界的起源和进化

一、地质年代与植物进化简史

地质学家根据化石的类别和沉积岩的程序来确定地球的年龄和地质史。现代又根据放射性同位素的蜕变规律来测定地球的年龄和划分地质年代。经测定，地球的年龄约为 46 亿年。通常把地质史分为 5 个代：太古代、元古代、古生代、中生代和新生代，每个代又分为若干纪（表 14－1），其中太古代和元古代的时期最长，达 40 亿年以上，而古生代、中生代和新生代总计仅为 6 亿年。在太古代和元古代期间发现的化石很少，自古生代以后动植物化石发现得较多，因此古生代和各纪的划分也较明确，看法比较统一，而对太古代和元古代的界限则不太明确，所以有人将古生代的寒武纪之前的元古代和太古代总称为前寒武纪（precambrian）。也有人提出太古代和元古代的界限可能是在距今 25 亿年前。原核生物约在距今 35 亿～32 亿年前出现。生命起源的年代约在 37 亿～35 亿年前，并推测生命的化学进化可能在距今 38 亿～35 亿年前。人们常根据各大类植物（含原核藻类和菌类）在不同地质时期的繁盛期，把植物进化发展的历史划分为菌藻时代、裸蕨植物时代、蕨类植物时代、裸子植物时代和被子植物时代共 5 个时代。

二、植物界的起源和进化简史

地球形成初期并无生命,经过近 10 亿年的漫长化学演化阶段,由无机分子生成小分子有机物(如氨基酸、核苷酸等),再由小分子有机物生成原始的蛋白质和核酸等生物大分子,再进一步形成多分子体系。当多分子体系出现生物膜和建立转

表 14-1　地质年代和植物发展的主要阶段

地质年代	纪		同位素年龄	各类植物繁盛时期	
新生代	第四纪		0.025 亿年	被子植物时代	
	第三纪		0.65 亿年		
中生代	白垩纪	晚	1 亿年		
		早	1.36 亿年	裸子植物时代（共约 1.4 亿年）	
	侏罗纪		1.90 亿年		
	三叠纪		2.25 亿年		
古生代	二叠纪	晚	2.40 亿年		
		早	2.80 亿年	蕨类植物时代（共约 1.6 亿年）	
	石炭纪		3.45 亿年		
	泥盆纪	晚	3.65 亿年		
		中		裸蕨植物时代（共 0.3 亿年）	
		早	3.95 亿年		
	志留纪		4.30 亿年	藻菌时代（共 28 亿年）	藻类时代（包括真核和原核藻类）
	奥陶纪		5 亿年		
	寒武纪		5.7 亿年		
元古代	前寒武纪		10 亿年		蓝藻时代
			18 亿年		
太古代			25 亿年		
			32 亿年	原核生物出现（35 亿～32 亿年前） 生命起源（37 亿～35 亿年前） 化学进化（38 亿～35 亿年前） 大气圈和水圈形成 地壳形成	

录翻译体系实现遗传功能时,即表明原始生命的出现。原始生命大约是在 35 亿年前诞生的。正如恩格斯所说“生命是蛋白体的存在方式,这种存在方式本质上就在于这些蛋白体的化学组成部分的不断地自我更新”,但是地球上最初的生命蛋白体具有何种结构,以及如何进行代谢等重大问题,至今仍不能作出确切回答。近年来又有人对地球原始大气的成分,以及生命起源于何处等问题提出了新的看法和证据。所以,对生命起源的问题还要进行长期的试验和探讨。人们推测,生命出现后将首先演化为原核细胞,产生原核生物。

(一) 原核藻类的产生

第八章已对原核藻类的特点作了介绍。人们一般认为最初的原始生物是进行厌氧、异养生活的,只能以环境中的营养物质如氨基酸、糖、脂肪等为食物,如厌氧异养的细菌类,以后再演化出光合自养的原始生物。对于光合自养的原核蓝藻类是如何产生的问题有人认为是由含叶绿素 a,具有光系统 Ⅰ,不放氧的原核原藻类演化来的,也有人认为是从能进行初步光化学反应的含有卟啉类化合物的多分子体系的原始生物演化而来。最早的蓝藻化石发现于非洲东南部 32 亿年前的斯瓦特科匹(Swartkoppic)的炭质页岩中,这些化石直径 1 ~ 4 μm,折叠为近球形至碟形,细胞分裂为二分裂式,状似现代蓝藻中的隐球藻(*Aphanocapsa*)(图 14-2)。在距今 31 亿年前的非洲南部无花果树群的沉积岩地层中发现 1 种单细胞蓝藻化石,称古球藻(*Archaeospheroides harbertonensis*),状似现代的色球藻类,而且从化石所在的岩石中分析出卟啉等生物成因的有机化合物。在距今 28 亿年以后的地层中相继发现了许多球状和丝状蓝藻化石。从最早的蓝藻化石的发现说明原核的蓝藻类出现的时间大约在距今 35 亿 ~ 33 亿年前,至前寒武纪已很繁盛。在距今 15 亿年前地球上的光合放氧生物仅为蓝藻,所以也有人称这段地质时期为蓝藻时代。现代生存的蓝藻约 2 000 种,分布广泛,它们是经过 30 多亿年长期演化发展的结果,但在外部形态上似乎变化不很大。

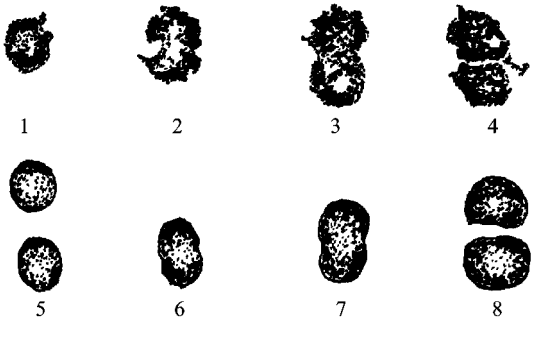


图 14-2 非洲南部斯瓦特科匹炭质页岩中的微体化石(1 ~ 4)和现代隐球藻(5 ~ 8)对比(自徐仁)

蓝藻的出现具有重大意义。因其光合过程中放出氧气,不仅使水中的溶解氧增加,也使大气中的氧气不断积累,而且逐渐在高空形成臭氧层。一方面为好氧的

真核生物的产生创造了条件，另一方面也为生物生活在水的表层和地球表面创造了条件，因为臭氧层可以阻挡一部分紫外线的强烈辐射。

（二）真核藻类的产生和发展

真核藻类约在距今 15 亿～14 亿年前出现，据推测那时大气中的氧含量可达现在大气中氧含量的 1%。一般认为真核细胞不会在此之前产生，至于真核细胞怎样产生的问题，大多认为是由原核细胞进化来的。但原核细胞怎样进化为真核细胞的问题则有多个学说，其中马古利斯（L. Margulis）的内共生学说（endosymbiosis theory）影响最大。内共生学说认为真核细胞中的一些细胞器是由较大的厌氧原核生物通过与 2 个以上具有不同功能的原核生物的内共生途径形成的，如某些细菌演化成线粒体，某些共生的蓝藻演化成叶绿体等。该学说也在分子生物学的研究中得到了支持，但对细胞核的形成还不能解释。近年来，比利时的细胞生物学家、诺贝尔奖获得者 Christian de Duvet 提出了一个新的综合性的看法，他认为真核细胞的细胞器一方面是由原核生物的质膜内陷形成了很多胞内小泡（intracellular vesicle），小泡的外膜附有核蛋白体，有些小泡围绕拟核排列，以后演化成核膜，还有些小泡可进一步发育成内质网和高尔基体；另一方面是通过原核细胞吞噬和内共生过程分别形成了线粒体、叶绿体、过氧物酶体等细胞器，原来的原核细胞就进化为真核细胞了（图 14－3）。Christian de duve 的观点受到人们的关注和重视，当然，仍需要有更多的试验研究加以证明。

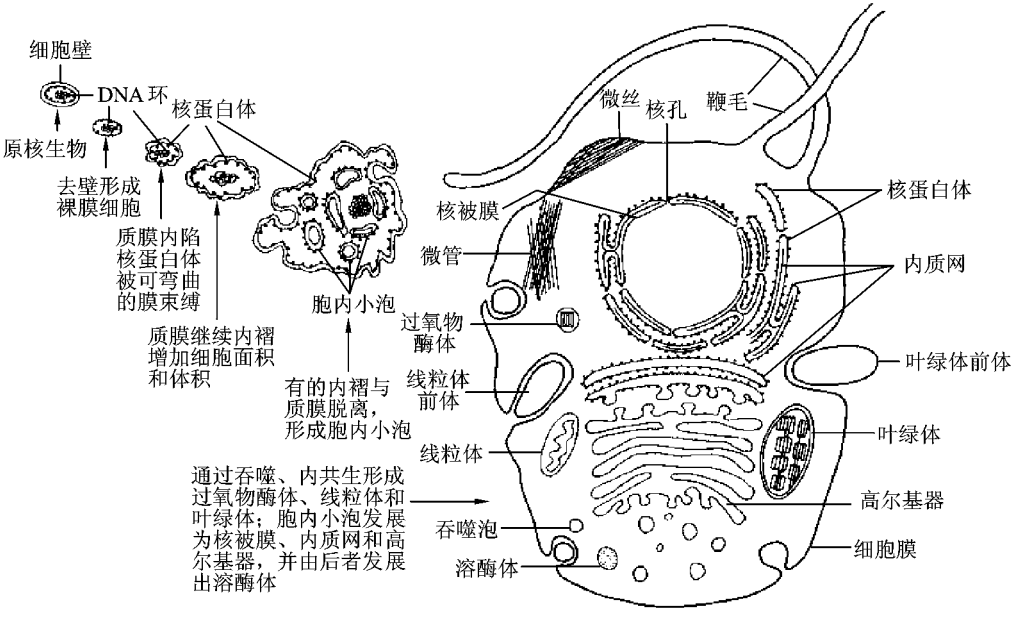


图 14－3　从原核细胞进化到真核细胞示意图

（自 Christian de Duve）

可靠的真核细胞化石如中国河北蓟县 10.5 亿年前震旦系洪水庄组的地层和澳大利亚北部距今 10 亿年前的苦泉组地层中发现的真核细胞化石，其细胞形态状似绿球藻类，有的还处于细胞分裂阶段（图 14－4）。

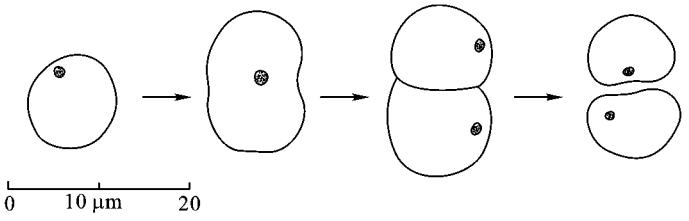


图 14－4 苦泉组地层中的真核细胞细胞分裂的不同阶段
（自李星学等）

单细胞真核藻类又逐渐演化出丝状、群体和多细胞类型。距今约 9 亿年前出现了有性生殖，这不仅提高了真核生物的生活力，而且可发生遗传重组，产生更多的变异，大大加快了真核生物的进化和发展速度。自真核生物出现至 4 亿年前近 10 亿年的时间是藻类急剧分化、发展和繁盛的时期。化石记录表明，现代藻类中的主要门类几乎均已产生。这个时期藻类植物（包括蓝藻在内）是当时地球上（水中）生命的主角，所以也常称这一时期为藻类时代。

真核藻类有 10 个门类（见第九章），它们又是怎样起源和发展的呢？有人设想可能为 3 条进化路线：①真核藻类中的红藻与蓝藻关系密切，如二者均含藻胆素；仅有叶绿素 a，无叶绿素 b 和叶绿素 c；红藻虽有光合器，但类囊体呈单条排列；蓝藻和红藻都不具有鞭毛等。所以，蓝藻可能和红藻在 1 条进化路线上，即叶绿素 a＋d（红蓝路线）路线，而且有人推测红藻可能是由原核的蓝藻演化来的，或二者有共同的祖先。其他的真核藻类可能是从原鞭藻类进化而来，原鞭藻类仍为原核，含叶绿素 a 和藻胆素，具有光系统Ⅱ，具有（9＋2）型鞭毛。原鞭藻向着含叶绿素 a，c 和含叶绿素 a，b 两大方向演化出其他真核藻类。②叶绿素 a＋c 路线（杂色路线），包括隐藻、甲藻、硅藻、金藻、黄藻和褐藻，其中的甲藻具有中核，由此有人推测可能原鞭藻先演化出中核藻类，再进化到真核藻类。③叶绿素 a＋b 路线（绿色路线），包括裸藻、绿藻和轮藻，1975 年又发现了具原核的含叶绿素 a 和 b 的原绿藻，由此推断原鞭藻演化出原绿藻类，再进化到其他含叶绿素 a，b 的真核藻类。但是，近年来有人通过测定 16 S rRNA 序列分析，发现原绿藻类不能认为是含叶绿素 a，b 的绿色植物的祖先，它们和蓝藻以及绿色植物的叶绿体可能都是来自于一个共同的祖先，因此，关于藻类的进化路线仍然需要进一步探讨和研究。大多数学者认为绿藻、轮藻和高等植物中的苔藓和蕨类植物关系密切，赞同苔藓和蕨类可能是由古代绿藻或轮藻类演化而来的。

（三）裸蕨植物的产生和蕨类植物的起源和发展

裸蕨植物是最古老的陆生维管植物，其共同特征是无叶、无真根，仅具有假根；

地上为主轴，多为二叉状分枝；原生中柱；孢子囊单生枝顶，孢子同型等。最早的裸蕨植物化石发现于4亿年前的志留纪晚期，定名为顶囊蕨或光蕨（*Cooksonia*）（图14－5A），其株高约10 cm，直径2 mm。后来在泥盆纪的早、中期又先后发现了莱尼蕨（*Rhynia*）（图14－5B）、裸蕨（*Psilophyton*）（图14－5C）以及霍尼蕨（*Horneophyton*）、工蕨（*Zosterophyllum*）等，它们生活于陆地上或沼泽地，分布于各大洲，繁盛于泥盆纪的早、中期，这段地质时期称为裸蕨植物时代。裸蕨植物均于泥盆纪晚期绝灭，仅生存了3 000万年。

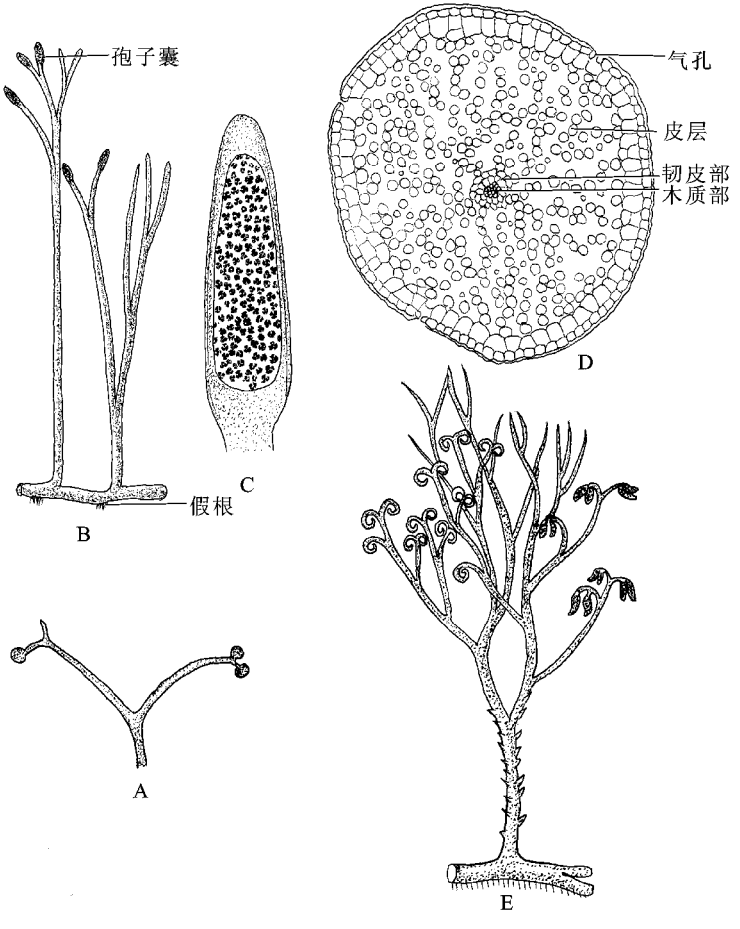


图14－5　裸蕨类代表植物

A. 顶囊蕨（先蕨）　B～D. 莱尼蕨属（B. 孢子体　C. 孢子囊纵切　D. 茎横切面）　E. 裸蕨属

为什么裸蕨类植物可在此时期登陆成功呢？其主要原因有以下几点：第一是水生藻类的大发展，有些种类也渐向陆地发展，以扩大生活领域，个别种类已接近完成这种转化，如原杉藻（*Protaxites* 或 *Nematophycus*）等；第二，藻类的大发展也增大了大气中的氧含量，据推测当时大气中氧含量已达现在大气中氧含量的10%，并且在大气层的高空已形成了一定厚度的臭氧层，这就为陆生植物的生存创造了

最基本的条件；第三，在晚志留纪和泥盆纪之间地球上发生了远古以来最大的一次地壳运动，即加里东造山运动，地球表面形成了许多山脉，广大地区海水退却，陆地面积增大。上述条件为某些水生藻类的登陆提供了条件，某些自身条件较好的，对沼泽和陆生环境适应较快的种类生存下来，并继续发生变异产生出裸蕨类植物，而许多不能适应这种变化的种类则被淘汰。

多数人均认为裸蕨植物是由古代的绿藻类演化而来，主要依据是均含叶绿素a，b，贮藏的光合产物都为淀粉，细胞壁的主要成分都为纤维素等。根据DNA序列分析，结合形态性状，得出的新的植物系统树也确认绿色高等植物起源于绿藻（如Judd等，1999年，维管植物系统树）。但是目前尚不能确定裸蕨植物是由哪一类绿藻演化来的。

裸蕨的出现具有重要意义，从此开辟了植物由水生发展到陆生的新时代，陆地从此披上了绿装。植物界的演化进入了一个与以前完全不同的新阶段。裸蕨植物在植物进化中的意义还在于它们以后又演化出其他蕨类植物和原裸子植物。

一般认为蕨类植物是由裸蕨植物分3条进化路线通过趋异演化的方式发展进化的：一支为石松类，一支为木贼类（即楔叶类），另一支为真蕨类。它们在泥盆纪早、中期出现，从泥盆纪晚期至石炭纪和二叠纪的1亿6千万年的时期内种类多，分布广，生长繁茂，成为当时地球植被的主角，这一时期被称为蕨类植物时代。但在二叠纪时因气候急剧地变化，生长在湿润环境中的许多种类，不能抵抗二叠纪时出现的季节性的干旱和大规模的地壳运动的变化而遭淘汰。后来在三叠纪和侏罗纪时又进化出一些新的种类，其中大多数种类进化发展到现在。

石松类植物的化石有早泥盆纪的刺石松（*Baragwanathia*）和星木属（*Asteroxylon*）（图14-6 A，B），二者均为草本类。泥盆纪至石炭纪时期也有高大乔木类的石松植物，如鳞木属（*Lepidodendron*）和封印木属（*Sigillaria*）（图14-6 C，D），且为孢子异型。现存的石松类仅为小型草本类。

木贼类（楔叶类）亦在泥盆纪出现，至石炭纪时木本和草本的种类都有。到了二叠纪时乔木类则绝灭，后来仅剩下一些较小的草本类，著名的乔木类有芦木属（*Calamites*）（图14-6 E）等。高大的乔木类是该地层的主要成煤植物之一。

真蕨类最早出现于泥盆纪的早、中期。泥盆纪至石炭纪时的真蕨多为大型，树蕨状，但在二叠纪逐渐消失，仅有一些小型者延续下来。现代真蕨类中有些种类是在三叠纪和侏罗纪时产生的。

（四）苔藓植物的产生和发展

苔藓植物可能出现于泥盆纪早期。可靠的苔藓植物化石带叶苔（*Pallavicinites devonicus*）发现于3亿多年前的泥盆纪。石炭纪时已分化出苔类和藓类。对苔藓植物的起源目前意见尚不一致，主要有两种假设：一种假设认为苔藓植物是从早期原始的裸蕨类演化而来，如霍尼蕨属（*Hornea*），莱尼蕨属（*Rhynia*）。它们的孢子体为二叉状分枝，仅具有假根，孢子囊顶生枝端，霍尼蕨的孢子囊内还有1个不育的囊轴，这和苔藓植物（角苔及藓类）很相似。此外，霍尼蕨的根茎中输导组织消失，而孢囊蕨属（*Sporogonites*）中输导组织也消失。相反，苔藓植物中有的种

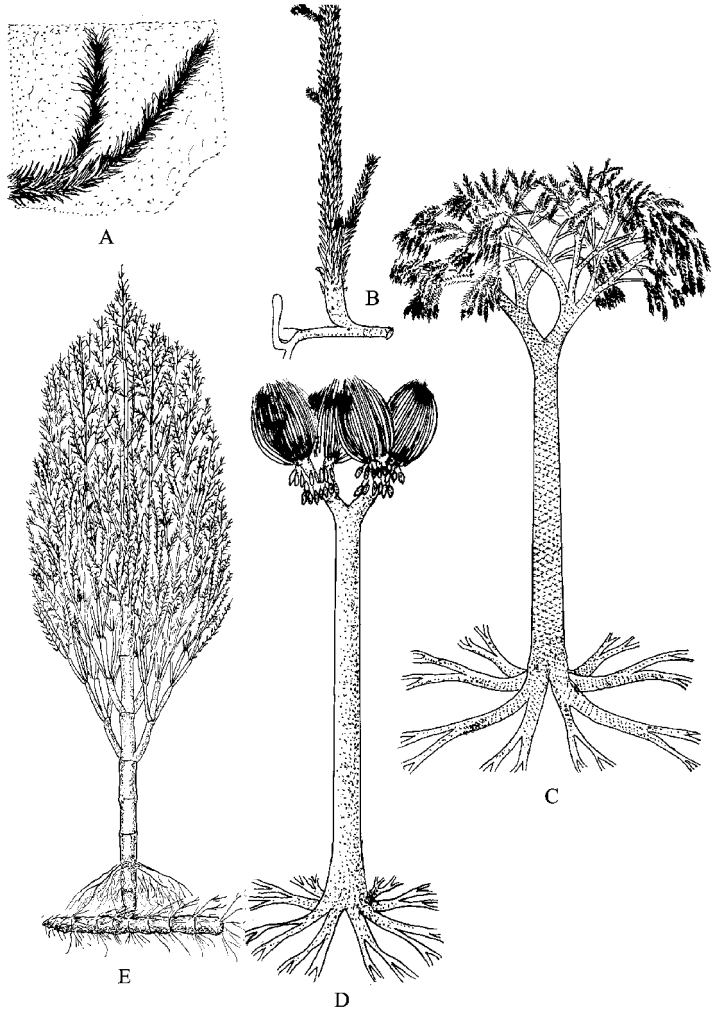


图 14-6　化石蕨类植物代表种类

A. 刺石松　B. 星木属　C. 鳞木属　D. 封印木属　E. 芦木属

类的蒴柄或配子体的‘茎’具有类似最原始的输导组织的分化。由此，一些学者设想苔藓植物是由原始的一些裸蕨类演化而来的。另一种假设主张苔藓植物是从绿藻类演化来的，其根据是苔藓植物生活史中的原丝体在形态上类似丝状绿藻 绿藻和苔藓的光合色素相同，贮藏的光合产物均有淀粉，特别是角苔中不仅叶绿体大，数少（有的仅为 1 个），而且还具有蛋白核，这和绿藻类极其类似 ;苔藓植物的精子具有 2 条等长、尾鞭型、近顶生的鞭毛，也类似于绿藻。此外，自 1985 年以来先后在日本、中国等处发现了一种外形类似藻类，但具有颈卵器的定名为‘藻苔’的植物，似乎为苔藓来源于绿藻的推论提供了又一例证。目前赞成苔藓来源于绿藻的人较多。苔藓植物无维管系统的分化，无真根等，对陆生环境的适应能力不如维管植物，所以它们虽分布较广，但仍然多生于阴湿环境。至今尚未发现它们进化出高一级的新植物类群，因此，一般认为苔藓植物是植物界进化中的一个侧支。

（五）原裸子植物和裸子植物的起源及发展

1. 原裸子植物（progymnospermae）

也称前裸子植物或半裸子植物。它们是从裸蕨植物演化而来的，兼有蕨类和裸子植物的特征，其特点是外形似蕨类，尚未形成种子，仍以孢子进行繁殖，但其次生木质部由具缘纹孔的管胞组成，这又是裸子植物的解剖特征。1974 年伯恩（Burn）将这类植物称作原裸子植物。对于原裸子植物的分类地位尚有争议，有人主张列为一个门，有人主张列为裸子植物的一个亚门，还有的主张列入蕨类等。最早的原裸子植物的化石是发现于泥盆纪早、中期，著名化石代表植物如无脉树（*Aneurophyton*）（图 14－7 A）、古蕨属（*Archaeopteris*）（图 14－7 B，C）。古蕨属为孢子异型，叶在枝上为交互对生排列，不是复叶。原裸子植物在泥盆纪晚期均已绝灭。

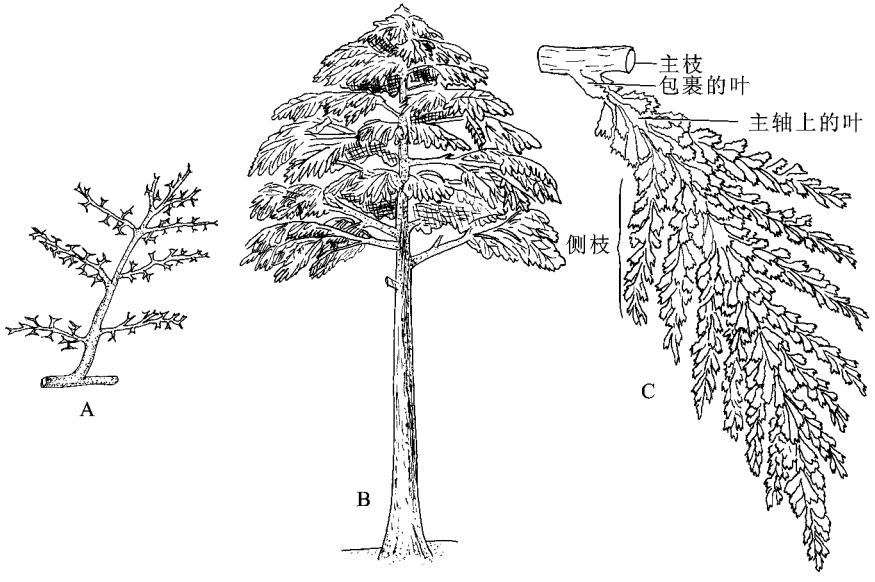


图 14－7　原裸子植物

A. 无脉树（枝的一部分）　B，C. 古蕨属　（B. 外形　C. 枝叶一部分）

（B 自 Beck，Amer Jour Bot　C 自 Beck，Amer Jour Bot）

原裸子植物在演化上具有重要意义，一些原始的裸子植物即是由它们演化而来的。

2. 裸子植物

具有胚珠和种子的原始裸子植物最早发现于泥盆纪，如种子蕨类（Pteridospermae），其中最著名的代表是凤尾松蕨（*Lyginopteris oldhamia*）（图 14－8），其种子外有 1 杯状包被，珠心外有 1 层珠被。在石炭纪和二叠纪时种子蕨类分布很广。一般认为种子蕨类是由原裸子植物演化而来，然后再由种子蕨类演化出苏铁类和具有两性孢子叶球的本内苏铁（*Bennettitinae*）类（图 14－9 A，B）。本内苏铁类在白垩纪时已绝灭，苏铁类则延续至今，尚存 100 余种。

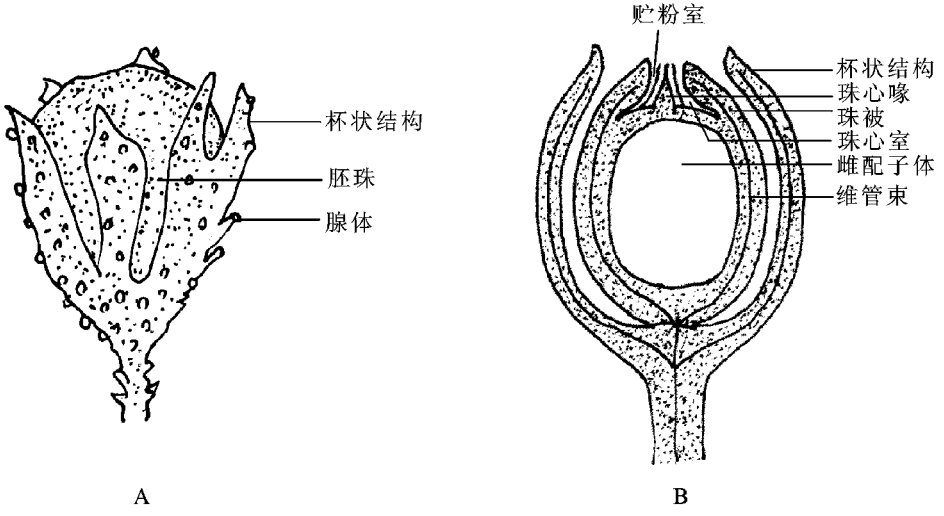


图 14－8　凤尾松蕨（自《维管植物比较形态学》）

A. 胚珠外形　B. 胚珠纵切面

由原裸子植物可能又演化出另一类裸子植物，即科达类（*Cordaitinae*）（图 14－9 C）。也有人认为科达类来源于种子蕨类。它出现于石炭纪，单叶。有人推测银杏类和松杉类植物是科达类的后裔。也有人推测银杏类可能来源于原裸子植物。银杏最早出现在二叠纪早期，三叠纪至侏罗纪时繁盛。自白垩纪和新生代以来仅存 1 种，在我国被保存下来，成为活化石植物。松杉类植物出现于晚石炭纪，在中生代后期最繁盛，现代种类仍然最多，分布最广，数量最大。

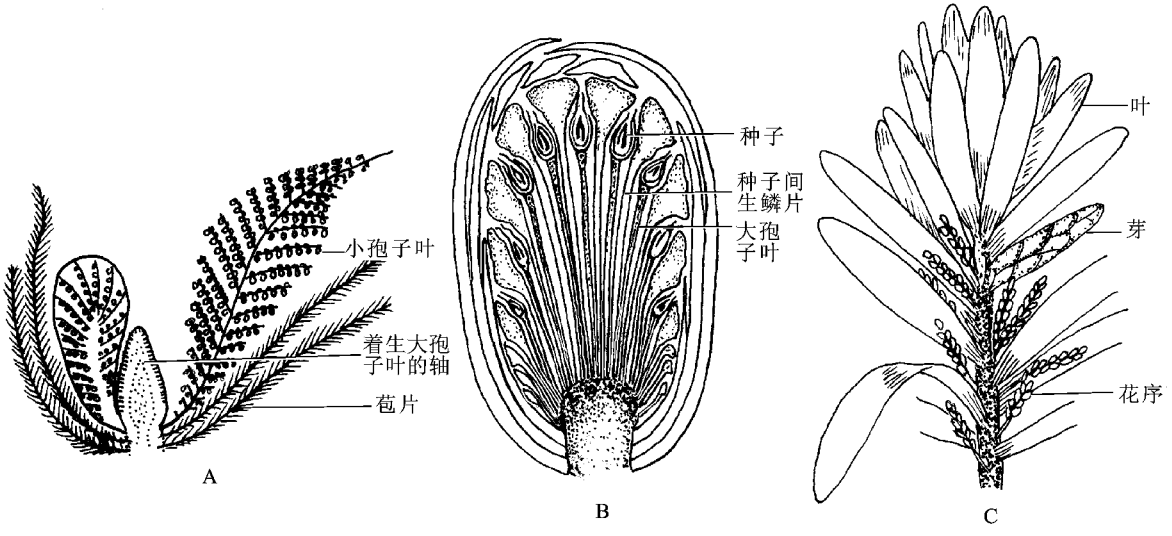


图 14－9　本内苏铁和苛得狄

A. 本内苏铁孢子叶球纵切面　B. 本内苏铁大孢子叶球纵切面　C. 科达类

（自吴国芳等）

总之，由原裸子植物首先演化出原始裸子植物种子蕨和科达类，再由它们演化出其他的裸子植物。种子蕨、科达类、本内苏铁等已全部绝灭，银杏类也仅存 1 种。中生代时期为裸子植物最繁盛期，称为裸子植物时代。侏罗纪和早白垩纪有大片松柏树堆集，炭化成煤，为当时的主要造煤植物。至于买麻藤类（盖子植物）的亲缘关系则不清楚，有人根据它们中有些种类有退化的两性花的痕迹，推测它们或许和本内苏铁有关。

原裸子植物和裸子植物可能的演化史如图 14－10。

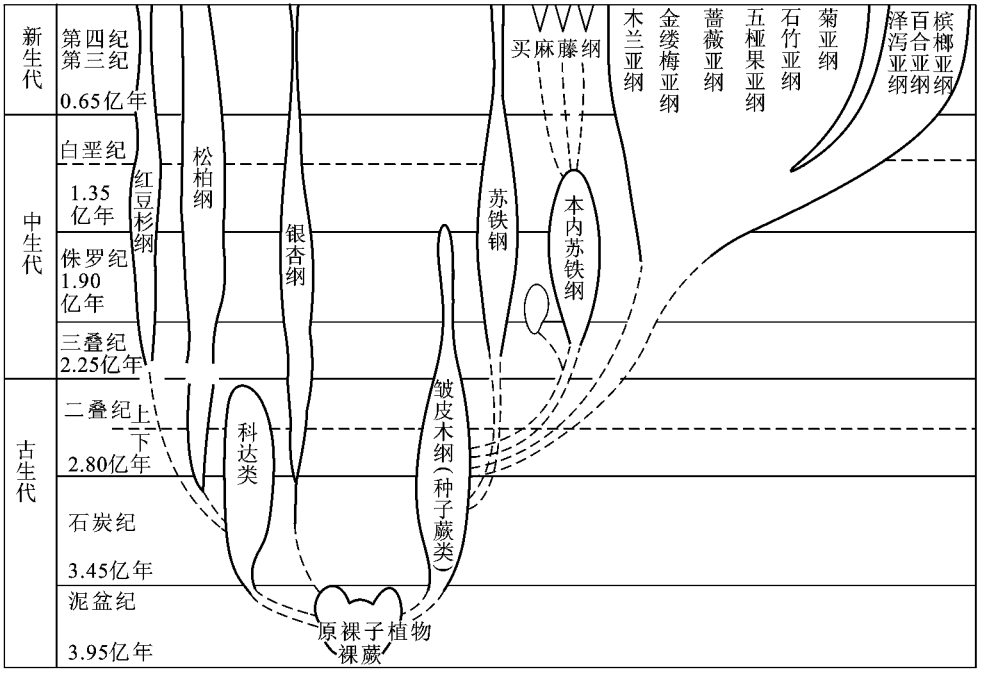


图 14－10 原裸子植物、裸子植物和被子植物可能的演化史

（自 Strasburgers Textbook of Botany）

（六）被子植物的起源和发展

1. 被子植物发生的地质时期

被子植物是植物界中进化水平最高、种类最多的大类群。在白垩纪以前尚未发现可靠的化石记录。达尔文也曾认为白垩纪后被子植物的突然发展是一个可疑的秘密，最古老的被子植物的花粉、果实、叶、木材等化石也仅发现于白垩纪早期，而且大多还是比较进化的化石。

中国学者陶君容等于 1990 年报道了吉林延吉早白垩纪地层中的 10 种被子植物叶痕化石，在美国也发现了近 20 种早白垩纪时期的被子植物叶痕化石。至目前为止，被子植物花的最早的化石是由中国的陶君容等于 1992 年发现的，为早白垩纪的喙柱始木兰（*Archimagnolia rostrato-stylosa*）的花化石（图 14－11），它既具有现代木兰科几个属的特征，但又与它们有区别，被认为是一种尚未分化的原始木

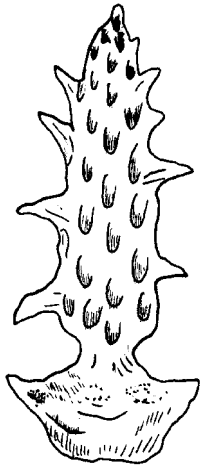


图 14－11　喙柱始木兰花部的化石(自陶君容)

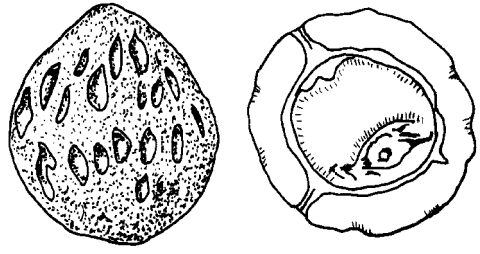


图 14－12　加州洞核(自马炜梁)
A. 表面观　B. 切面观

兰科的植物。在美国加利福尼亚州距今约 1. 2 亿年的早白垩纪欧特里夫期的地层中发现了被子植物的果实,称为‘ 加州洞核 ”(*Onoana californa*)(图 14－12)。特别是我国的孙革等 1998 年在辽宁北票地区晚侏罗纪的地层中发现了被子植物辽

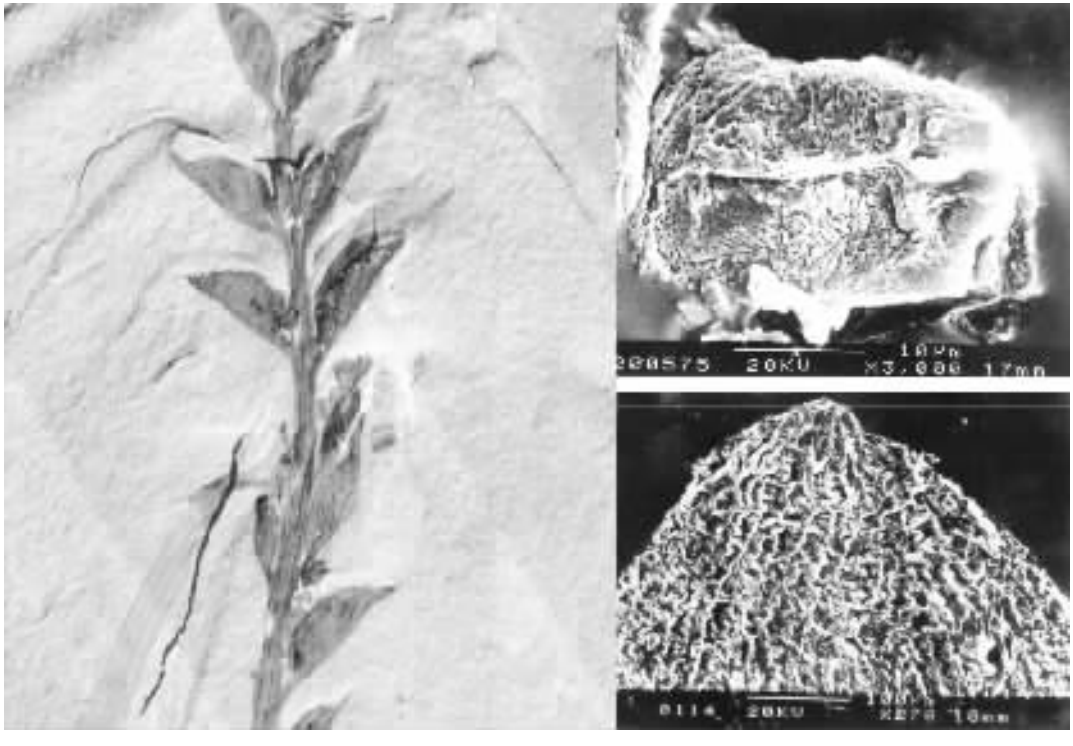


图 14－13　辽宁古果(*Archaefructus liaoningensis* Sun et al.)
1. 果枝　2. 花粉(扫描电镜)　3. 种子一部分(扫描电镜)

宁古果(*Archaefructus liaoningensis* Sun. etal.)的植株、果实、种子和花粉的化石(图14-13),证实了被子植物确定无疑地在白垩纪之前已经出现。辽宁古果化石不仅是目前为止世界上发现的最早的被子植物化石,而且也是最完整的被子植物化石。尽管如此,现在仍然不能完全确定最早的被子植物出现的时间。由于它们发达的营养器官,完善的输导系统,双受精,产生果实,具有花被等特点,在侏罗纪、白垩纪早期裸子植物大量绝灭减少时,它们当时的数量还很少,但从晚白垩纪开始迅速发展起来,经历了极其复杂的各种自然环境的考验和改造,大大丰富了多样性,延续至今,一直保持着绝对优势的地位。

2. 被子植物可能的祖先

由于化石资料不足,对于被子植物是由哪类植物演化来的目前还不清楚,但不少学者提出了多种假说,其中主张起源于原被子植物、本内苏铁和种子蕨类的较多。哈钦松(J. Hutchinson)、塔赫他间(A. Takhtajan)和克朗奎斯特(A. Cronquist)等单元论者认为现代被子植物来自于原被子植物(proangiospermae),而多心皮类中的木兰目比较接近原被子植物,有可能是原被子植物的直接后裔。现在许多学者赞同木兰目是现代被子植物中的原始类型。

那么木兰目又是从哪一类更原始的植物演化来的呢?以莱米斯尔(Lemesle)为代表的学者主张起源于本内苏铁。因为本内苏铁具有两性孢子叶球(图14-9A,B),和木兰及鹅掌楸的花类似,甚至有人把本内苏铁称为原被子植物。但近来支持这一观点的人渐趋减少。

塔赫他间不同意上述看法,他认为本内苏铁的两性孢子叶球和木兰的花只是表面上有些类似,二者有明显的差异。他主张被子植物和本内苏铁有共同祖先,可能起源于原始的种子蕨类,并认为是通过原始种子蕨的幼态成熟过程演化出原始被子植物,如种子蕨的具有孢子叶的幼年短枝,生长受到强抑制和极度缩短变成孢子叶球,再进而突变成原始被子植物的花,这种花再经过不断地幼态成熟的突变,最后进化成被子植物的花。

谷安根(1992)则提出种子蕨的幼态成熟应是其种子内幼胚时期发生的。

至于是由哪种种子蕨通过幼态成熟演化出原被子植物的问题同样没有一致的意见。

3. 双子叶植物和单子叶植物的关系

目前绝大多数学者认为双子叶植物比单子叶植物原始,而推测单子叶植物是从已绝灭的最原始的草本双子叶植物演化而来的,是单元起源的一个自然分支(哈钦松、塔赫他间、克朗奎斯特、田村道夫)。但是,具体是从哪一类祖先进化来的则有多种假说和推论,其中主要有两种起源说;一种是认为单子叶植物起源于水生无导管的睡莲目的代表,即通过莼菜科(Cabombaceae)中可能已绝灭的原始种类进化到泽泻目,再演化出各类单子叶植物;另一种观点认为单子叶植物起源于陆生的毛茛类。这些看法均缺乏可靠的化石证据,仍需多学科的长期探索。

4. 被子植物的发源地

对于被子植物发源地的问题主要有两种观点:一为高纬度起源说,一为低纬度

热带起源说。目前多数学者支持后者，其根据是现存的和化石的木兰类植物在亚洲的东南部和太平洋西南部占优势。中国学者吴征镒从中国植物区系研究的角度出发，提出整个被子植物区系早在第三纪以前，即在古生代统一的大陆上的热带地区发生，并认为“中国南部、西南部和中南半岛，在北纬 20°～40°间的广大地区，最富于特有的古老科属。这些第三纪古热带起源的植物区系即为近代东亚温带、亚热带植物区系的开端，这一地区就是它们的发源地，也是北美、欧洲等北温带植物区系的开端和发源地”。现代被子植物中多数较原始的科都集中分布在低纬度的热带。坎普（Camp）提出南美亚马逊河流域的平原地区热带雨林中的植物非常丰富，并有许多接近于被子植物的原始类型，而且可能被子植物起源于这一区域热带平原四周的山区。大陆漂移说和板块学说也支持低纬度学说。总之，目前支持被子植物起源的低纬度学说的人较多，证据也多一些，但这个问题并不能说已经定论，还有许多问题需要进一步进行探讨。

5. 关于被子植物系统演化的主要学说

研究被子植物的系统演化，首先需要确定被子植物的原始类型和进步类型，对此存在两大学派的两种学说：一为恩格勒学派，他们认为原始的被子植物为单性花、单被花和风媒花植物，次生的进步类型为两性花、双被花和虫媒花植物。他们的观点是建立在设想被子植物来源于具有单性花的高级裸子植物中的弯柄麻黄（*Ephedra campylopoda*）的基础之上的，这种理论称为假花学说（Pseudanthium Theory）（图 14－14 A，B）。该学说是由恩格勒学派的韦特斯坦（Wettstein）建立的。依据该理论，被子植物中具有单性花的柔荑花序类植物是原始类型，甚至有人认为木麻黄科就是直接从裸子植物的麻黄科演化来的。但该学说的观点受到多数学者反对。

另一学派为毛茛学派，他们认为原始的被子植物具有两性花，是由已绝灭的具有两性孢子叶球的本内苏铁演化来的，该理论称为真花学说（Euanthium Theory）（图 14－14 C，D）。依此理论，现代被子植物中的多心皮类，特别是木兰目植物为原始类群，即两性花、双被花和虫媒花为原始特征；单性花、单被花和风媒花为进步的次生的特征。该学派以美国的柏施（Bessey）和英国的哈钦松为代表。

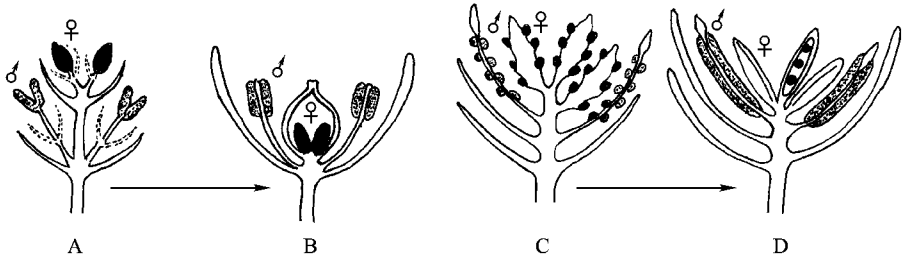


图 14－14　真花学说和假花学说示意图

A，B. 假花学说示意图　C，D. 真花学说示意图

由于各学派的理论观点不同,因而提出了一些不同的被子植物分类系统,其中影响较大和较流行的为恩格勒系统、哈钦松系统、克朗奎斯特系统和塔赫他间系统(第十三章)。

近年来,从分子水平上研究种子植物的系统发育也取得了很大进展,为植物界的系统发育提供了有力的证据(见窗口)。

植物分子系统发育研究

直到 30 年前,形态性状在植物系统发育研究中仍占统治地位,但形态性状易受环境影响,普遍存在趋同和平行进化现象,使得许多分类群的进化地位难以确定。而 DNA 序列则不同。它直接反映物种的基因型,并记录了进化过程中发生的每一事件,含有极为丰富的进化信息,因此 DNA 序列为系统发育研究提供了更为可靠的证据。随着多聚酶链式反应 PCR(polymerase chain reaction)和 DNA 自动测序技术的发展和完善及人类和各种模式生物基因组项目研究的快速进展,DNA 序列数据库中的序列以指数形式飞速增长,计算机的应用也为数据分析提供了很有力的工具,这为从分子水平研究系统发育提供了很好的资料和条件,使植物分子系统发育研究在短短二三十年内取得了惊人的成果。

在研究中,人们首先要根据不同的系统发育问题选择不同的研究对象。如研究科以上的类群的系统发育问题,就要选择相对保守的核酸分子。在植物中研究得较多的一类是叶绿体 DNA(cpDNA),这不单是因为其在植物中的重要性,还与其相对保守的基因组有关;另一类是核基因组中的核糖体 DNA(nrDNA)。cpDNA 中的一些序列很保守,很少发生序列重排,人们估计 cpDNA 比核单拷贝基因的进化要慢得多,例如由 cpDNA 基因组编码的磷酸核酮糖羧化氧化酶大亚基(rbcL)的基因就比核基因组编码的此酶的小亚基(rbcS)基因进化速率要慢,是研究科以上类群的很好的材料。但叶绿体基因组和核基因组的起源不同,二者可能有着不同的进化机制,于是 nrDNA 的研究也引起人们的广泛的重视。nrDNA 是广泛分布于生物体内、首尾相连排列的中度重复序列,其中编码 26 S,18 S,5.8 S rRNA 的基因保守性很强,如 18 S rDNA 的进化速率比 rbcL 还要慢 3 倍,而转录片段的非编码区(internal transcribed space, ITS)的保守性相对编码区要弱些,它在物种间的差异很大,但相对转录片段以外的非编码区来说,它的保守性则要强得多。因此它常被用来研究种内的亲缘关系或亲缘关系很近的种间或属间的系统发育。而基于 PCR 原理的 RAPD (random amplified polymorphic DNA)、AFLP (amplified fragment length polymorphism)(扩增片段长度多态)等技术所检测的位点为随机分布在基因组中的 DNA 片段,检测的灵敏度很高。它们已被越来越多地应用于种间、种内及居群间的亲缘关系研究中。

由于 rbcL 和 18 S 核糖体 DNA(rDNA)的很强的保守性,Chase 和 Soltis 博士分别利用它们构建了迄今为止最大的植物系统树。随机扩增多态 DNA(Chase)分析了约 500 个种子植物的 rbcL 序列,Soltis 则分析了 233 个被子植物的 18 S rDNA 序列,二者的结果基本一致。在现存的种子植物中,买麻藤目(Gnetales)与被子植物关系最近;水生的 *Ceratophyllum*(Ceratophyllaceae)是所存其他被子植物的姊妹群;被子植物被分为单沟花粉和三沟花粉两大类,而不是传统的单子叶和双子叶植物,三沟谱系后有人称为 eudicots(真双子叶);最基部的分类群是多系的木兰亚纲,包括:Magnoliales, Laurales, Paleoherbs(Aristochiales, Piperales, Nymphaeales),monocots 4 类。

Dilleniidae 和 Hamanelidae 是多系亚纲，Rosidae 是 Asteridae 和 Dilleniidae 的并系类群。

但用 DNA 序列研究系统发育还存在许多问题，首先是方法问题。对不同性状（如碱基插入缺失，碱基的置换与颠换，密码子 3 个位置上碱基的突变率等）的权重处理会影响所得结果。目前广泛采用的重建系统树的方法是最大简约法（Maximun Parsimony）和邻接法（Neighbor-Joining method）。但计算机在处理如 rbcL 如此庞大的数据库时，却存在很大困难。Chase 博士用了 4 个星期，而 Rice 博士处理同样的数据，采用不同的寻找系统树的策略却用了 11 个月的时间，得到的最简进化树树长比 Chase 的要短 109 步。显然，rbcL 的数据越多，问题就严重。从这点上看，靠增加 rbcL 数据量来重建更为简约的系统树并不可取。另外，虽然 DNA 序列是一个较为客观的特征，但它不是唯一的特征，要想得到一个客观、自然的系统发育树，还应该考虑尽量多的、各种各样的其他特征。

参考文献

1. Chase M N，Soltis D E，Olmstcad R G. Phylogenetics of seed plants an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL. Ann Missuri Bot Gard，1993，80：528～580

2. Soltis D E，Soltis P S. Anqiosperm phylogeny inferred from 18 S ribosomal DNA sequence. Ann Missouri Bot Gard，1997，84：1～49

（顾红雅　北京大学生命科学学院　教授）

思考与探索

1. 植物界的进化发展中有哪些标志性的事件发生？这些事件在植物界的进化史上有何重要意义？
2. 以植物界从水生环境到不断地适应陆生环境的过程为主线，分析植物界是如何进化和发展的。
3. 什么是物种？应用有关植物进化发展的基本理论，联系实际材料谈谈植物的新物种是如何形成的。
4. 联系具体的植物实例，分析植物进化的主要方式。
5. 概述植物界进化发展的几个主要阶段，并分析各阶段的优势植物类群具有哪些突出的适应当时外界环境的特征。
6. 达尔文的自然选择学说与综合进化论以及分子进化的中性学说等进化理论之间的关系和主要差异是什么？
7. 怎样理解真花学说和假花学说的理论要点？现在对被子植物的起源和发展问题研究的现状如何？
8. 阅读窗口“植物分子系统发育研究”，并查阅一些文献资料，试分析从 DNA 分子水平研究植物系统发育的特点、问题和前景。

第十五章

黏菌、真菌和地衣

提 要 按照五界和三域等生物系统，黏菌、真菌和地衣已不属于植物界，但考虑到传统的知识体系和目前各学科间的知识衔接，本教材仍然单列一章对这些异养生物予以介绍。主要分析它们的营养体的形态、细胞结构、营养方式、生殖方式及其特殊的发育过程等特点，并对它们的经济价值及与人类的关系也作了简要分析。本章的“窗口”是由中国科学院院士魏江春先生撰写的“地衣、真菌和菌物的研究进展”重点介绍了地衣中的藻、菌关系，特别是根据分子生物学的研究资料，介绍了黏菌、真菌和地衣在三域生物分界系统中的地位。

第一节 黏菌、真菌和地衣的主要区别

黏菌（Myxomycetes）、真菌（Fungi）和地衣（Lichens）都是真核生物；营养方式均为异养；均无根、茎、叶的分化；具有细胞壁（黏菌的营养体虽无细胞壁，但产生的孢子具有细胞壁）；生殖结构均为单细胞构成；合子或受精卵均不发育形成胚。它们在两界生物系统的植物界中各为一个门，即黏菌门（Myxomycota）、真菌门（Eumycota）和地衣门（Lichens），并和藻类一起被称为原植体植物。但是它们在营养方式上和藻类及其他绿色植物完全不同，故在四界、五界等系统中均将它们从植物界中分出，单列为真菌界（见绪论）。特别是近代分子生物学的研究资料，为人们对这些生物的分界又提出了新的依据，如在三域系统中将黏菌和卵菌分别归入不同的门类中；取消了地衣门的分类地位，将其归入真菌界的子囊菌门中（极少数归入担子菌门）（见本章窗口）。

本教材仍然按传统的黏菌、真菌和地衣 3 个门进行介绍。尽管它们有许多共同的特点，但它们之间的差异则是很明显的。黏菌最独特，它们的营养体为一团裸露的原生质团（plasmodium），具有多核，无细胞壁，可作变形运动，亦称变形体。营

养方式为吞食有机物颗粒或细菌等固态食物。这些特征和动物中的变形虫类似，而和真菌完全不同，因而 1950 年贝西（Bessey）将其归入原生动物门。但在无性生殖时产生具有细胞壁的孢子，仅此和真菌有点类似。真菌的营养体绝大多数是由许多菌丝组成的菌丝体，具有细胞壁，营养方式为吸收的方式。地衣的生物体是由真菌和某些蓝藻或绿藻共生组成的有机体，在形态上主要是由共生的真菌所决定，地衣体中的真菌是专化性的真菌，也称地衣型真菌。地衣体中的真菌从外界吸收水分和无机盐，与之共生的藻类进行光合作用，制造有机物，既供藻类自身的生长发育的需要，也为共生的真菌的生长发育提供营养。

黏菌门的种类不多，约 500 种，通常分为黏菌纲（Myxomycetes）、集胞菌纲（Acrasiomycetes）和根肿菌纲（Plasmodiophoromycetes），也有的分为原柄菌纲（Protostel-iomycetes）、集胞菌纲和黏菌纲 3 纲。黏菌纲的种类最多，其中最常见的为发网菌属（*Stemonitis*）（图 15－1）。多头绒泡菌（*Physarum polycephalum*）已能成功地在实验室进行培养，并广泛用于形态发生、生理、生化和遗传学以及肿瘤等方面的科学研究。黏菌的经济价值不大，但有些种类寄生于一些经济作物上，给经济作物造成危害。

本章主要介绍真菌和地衣。

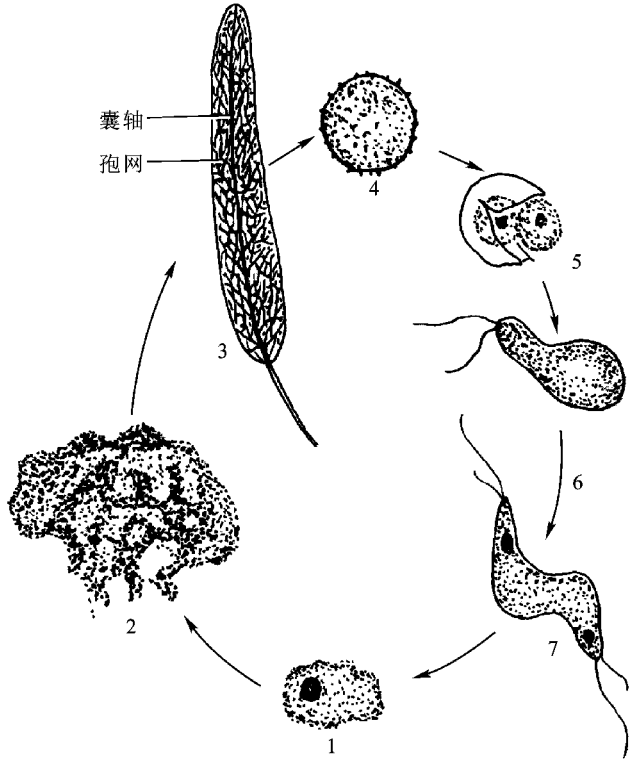


图 15－1　发网菌及其生活史

1. 核配　2. 原生质团　3. 一个放大的孢子囊　4. 释放出来的孢子放大　5. 孢子萌发
6. 游动细胞　7. 游动细胞配合（质配）

第二节 真 菌 门
(Eumycota)

一、真菌门的主要特征

(一) 营养体

除少数原始种类为单细胞类型外,绝大多数真菌的营养体是由纤细的菌丝(hyphae)组成的菌丝体(mycelium)。低等真菌的菌丝一般无隔(图 15-2A),内含多个细胞核。仅在受伤或产生生殖结构时才产生全封闭式的隔膜(图 15-3A)。高等真菌的菌丝均有隔膜(septum),形成多细胞的菌丝(图 15-2B,C)。每个细胞多含 1 个核,也有的含 2 个或多个核,而且在隔膜上又有各种类型小孔(图 15-3B~E),其中主要有单孔型,其隔膜中央有 1 个较大的孔口;多孔型,隔膜上有多个小孔;桶孔式型,隔膜中央有 1 孔,但孔的边缘增厚膨大成桶状,并在两边的孔外各有 1 个由内质网形成的弧形膜,称桶孔覆垫(parenthesome)或称隔膜孔帽。活跃生长的菌丝体很疏松,绵白色。

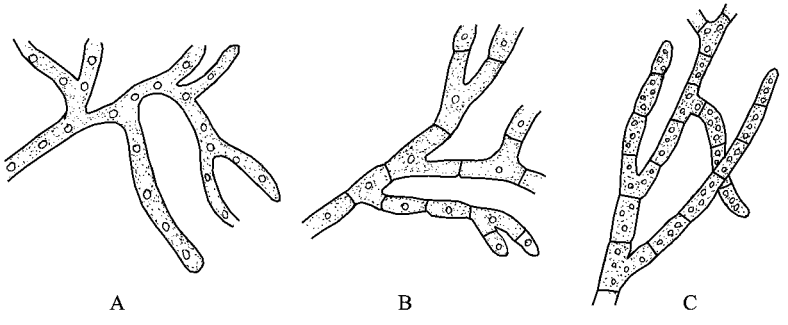


图 15-2 真菌营养菌丝的类型

A. 无隔多核菌丝 B. 有隔菌丝(单核) C. 有隔菌丝(多核)

此外,有不少真菌在其生活史的某个阶段,它们的菌丝体可以交织形成疏松的或致密的组织,这些组织可形成各种不同的营养结构或繁殖结构,即菌丝体的组织体。最常见的菌丝体的组织体有子座(stroma)、菌核(sclerotium)和根状菌索(rhizomorph)。子座和菌核在形成初期均为营养结构,到了后期都能产生繁殖组织,即子实体。子座呈垫状;菌核的形状大小差别很大,小的如鼠粪,大的似人头,均很坚硬,可耐高、低温及干燥,条件适宜时可萌发产生子实体;根状菌索细长如根,其尖端可不断生长延伸,到一定阶段可产生子实体。

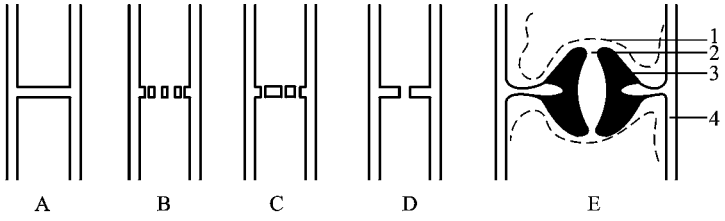


图 15-3 真菌菌丝的隔膜类型(自 Deacon)

A. 全封闭的隔膜(见于低等真菌) B,C. 多孔型隔膜(白地霉、镰刀菌等)

D. 单孔型隔膜(典型的子囊菌类) E. 桶孔式隔膜(担子菌类)

1. 隔膜孔帽 2. 隔膜孔 3. 隔膜的桶状增厚部分 4. 细胞壁

(二) 营养方式

真菌的营养方式为异养型,其中有的腐生(saprophytism),即从动植物的尸体或其他有机质取得营养 有的寄生(parasitism),即直接从活的有机体中获取营养。一些种类为专性腐生或专性寄生,也有的为兼性腐生或兼性寄生。还有的真菌为共生,即和其他生物营共生生活,如有的和藻类共生,有的和高等植物的根共生,形成菌根等。腐生菌的菌丝可分泌几十种水解酶,可将大分子的有机物如纤维素、蛋白质、淀粉、脂肪等分解成小分子简单有机物,再借菌丝细胞的高渗透压吸收。寄生真菌,其菌丝可变态成各种吸器(图 15-4),借菌丝细胞较高的渗透压直接从寄主细胞吸取养料。

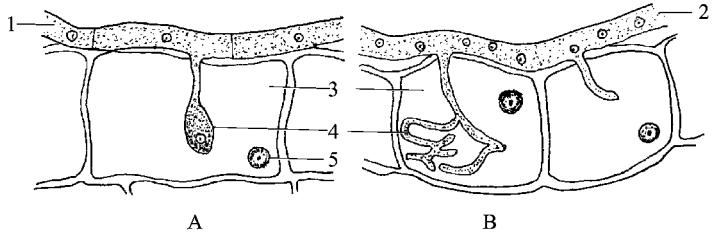


图 15-4 寄生真菌的吸器

A. 球形吸器 B. 枝状吸器

1,2. 寄生菌菌丝 3. 寄主细胞 4. 吸器 5. 寄主细胞的细胞核

(三) 细胞结构

1. 细胞壁

真菌均具有细胞壁。大多数真菌细胞壁的主要成分为几丁质(chitin),还有一部分真菌具有纤维素,或 β-葡聚糖等。不同的真菌其细胞壁成分亦不同。

2. 原生质体

均具有真核,但核一般均小,通常直径为 2 ~ 3 μm,个别种类也可达 25 μm。细胞质中有线粒体、核糖核蛋白体、内质网、高尔基体、液泡等细胞器。此外,生长菌丝顶端常有大量的泡囊,它是由双层膜包围形成的结构,内含蛋白质、多糖、磷酸

酶，还可以吸收染料和杀菌剂，以及释放胞外酶。真菌细胞还常见有膜边体（lomasome），它是一种位于质膜与细胞壁之间的特殊的膜细胞器，它可由高尔基体或由内质网的特殊部位形成，其生理功能目前尚不能确定。真菌细胞中还可见一种电子密度高的结晶体，即伏鲁宁体（woronin body）。真菌细胞结构如图 15－5。

低等真菌中有的具有鞭毛，其鞭毛均为（9 +2）型结构。

（四）繁殖

真菌的繁殖方式有 3 大类型。

1. **营养繁殖**

少数单细胞菌类以细胞分裂的方式进行繁殖，如裂殖酵母属（*Schizosaccharomyces*）许多真菌以菌丝断裂的方式进行繁殖，断裂的每一菌丝小段均可长成 1 个新菌体 还有的真菌可从细胞的一定部位产生突起，形成芽孢子（blastospore）进行出芽生殖。

2. **无性生殖**

真菌可产生大量的无性孢子进行无性生殖，如游动孢子（zoospore）、孢囊孢子（sporangiospore）、分生孢子（conidium）、节孢子（arthrospore）、厚垣孢子（chlamydospore）等（图 15－6）。

3. **有性生殖**

真菌的有性生殖多种多样，其中主要有以下几种类型。

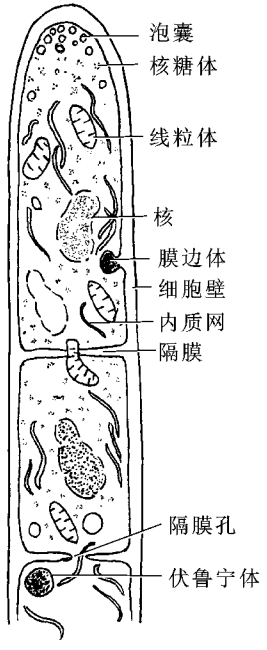


图 15－5 真菌细胞结构

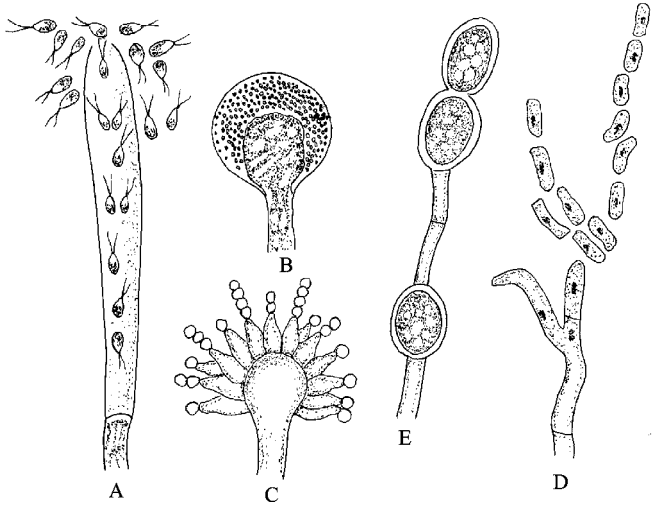


图 15－6 真菌常见的几种无性孢子

A. 游动孢子 B. 孢囊孢子 C. 分生孢子 D. 节孢子 E. 厚垣孢子

（1）游动配子配合（planogametic copulation）　即由（+）、（−）两个游动配子进行融合。如果（+）、（−）配子形态大小一样，称为同配；如果两个配子一大一小，称为异配。也有的仅一个小的配子可游动（雄配子），另一个为大的不动的卵，二者的配合称为卵配（图 15−7 A，B，C）。

（2）配子囊配合（gametangial copulation）　即（+）、（−）配子囊的端壁接触融解，二者的内容物全部融合为一，如接合菌类（图 15−7 D，E）。

（3）配子囊接触配合（gametangial contact）　（+）、（−）配子囊中的配子，一方或双方退化为核，2 个配子囊接触处的壁融解成孔道，一方的核移入另一方的配子囊中，随后无核的配子囊即解体，如鞭毛菌亚门和子囊菌亚门（图 15−7 F）。

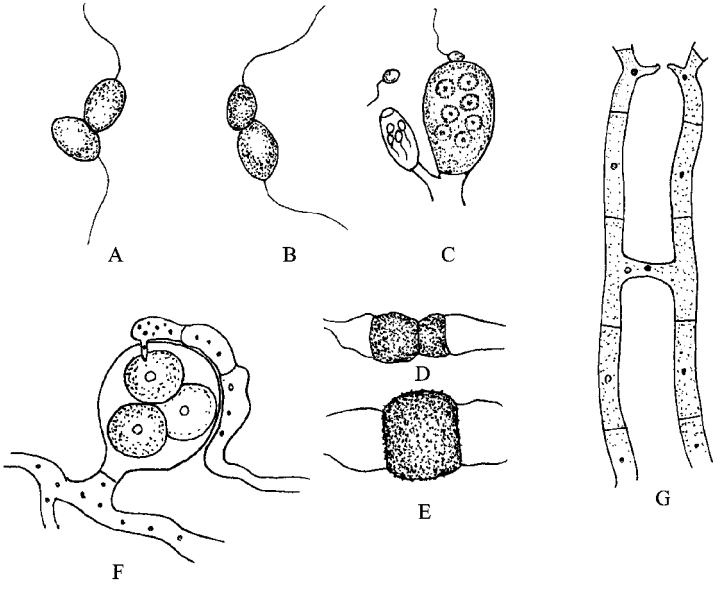


图 15−7　真菌的主要有性生殖类型

A～C. 游动配子配合（A. 同配　B. 异配　C. 卵配）

D，E. 配子囊配合　F. 配子囊接触配合　G. 体配

（4）体配（somatogamy）　亦称体细胞配合。很多高等真菌不产生性器官，体细胞替代了性器官的功能，在 2 个营养细胞间，或 1 个孢子与营养细胞间进行配合（图 15−7 G），如担子菌类。在子囊菌中也有体配的配合类型。

真菌通过有性过程产生的有性孢子主要有 4 种：

卵孢子（oospore）：二倍体（$2n$），见于鞭毛菌亚门。

接合孢子（zygospore）：二倍体（$2n$），见于接合菌亚门。

子囊孢子（ascospore）：单倍体（n），见于子囊菌亚门。

担孢子（basidiospore）：单倍体（n），见于担子菌亚门。

真菌的有性生殖过程中核相变化有两种情况：一是质配（plasmogamy）与核配（karyogamy）相继进行，即 2 个相融合的配子首先是细胞质融合，随后发生核融合，

以后再进行减数分裂,其核相变化为单倍体(n)→二倍体($2n$)→单倍体(n);另一种情况是质配后,相距较长或很长时间才进行核配,也就是说保持一个相当长的双核期,以后再发生核配和减数分裂,其核相变化过程为单倍体→双核期($n+n$)→核配($2n$)→单倍体(n)。具有 $n+n$ 阶段的均为高等真菌,即子囊菌和担子菌,尤以担子菌的 $n+n$ 时期最长。

绝大多数高等真菌(子囊菌和担子菌类)都形成子实体(sporophore),即产生有性孢子的组织结构。真菌产生的子实体在形态、大小、质地和结构上各式各样,详见本章子囊菌和担子菌亚门。

(五) 分布

真菌的分布极广,土壤中、水中和空气中无处不有,还有很多种类寄生于动物、植物和人体中,另有一些种类与藻类及维管植物共生。

二、真菌的主要分类群

真菌的种类很多,有人统计为 10 000 属,120 000 种,但目前对其实际的种类数仍不清楚。

对于真菌的分类有多个系统,中国沿用最久的是 Martinf(1950)的分类系统,该系统将真菌分为藻菌纲、子囊菌纲、担子菌纲和半知菌纲 4 纲。近年来多采用 Ainsworth(1971,1973)的分类系统,该系统将真菌门分为鞭毛菌亚门、接合菌亚门、子囊菌亚门、担子菌亚门和半知菌亚门 5 个亚门,本教材采用该系统。

真菌门的 5 个亚门中鞭毛菌亚门和接合菌亚门为低等真菌,菌丝均无隔;子囊菌亚门和担子菌亚门为高等真菌,菌丝均具有隔;半知菌亚门的菌丝亦具有隔,应为高等真菌,但尚未发现它们的有性阶段。

(一) 鞭毛菌亚门(Mastigomycotina)

1. 主要特征

营养体有两种类型:少数低等种类为单细胞;大多为无隔多核的菌丝组成的菌丝体,但在繁殖时菌丝产生隔膜,形成孢子囊或配子囊。细胞壁的成分为纤维素或几丁质。无性生殖多产生游动孢子,1 条或 2 条鞭毛。有性生殖为同配、异配、卵配或配子囊接触配合。产生的有性孢子主要是卵孢子($2n$)。有性过程中质配核配相继进行,无 $n+n$ 阶段。大多为水生、两栖生,少数陆生、腐生、寄生。

2. 常见代表种类

本亚门约 1 100 种,水霉属可作为本亚门的代表种类。

水霉属(*Saprolegnia*) 营养体为无隔菌丝组成的菌丝体,疏松,绵白色。无性生殖时在菌丝顶端产生 1 个横隔膜,形成 1 个长筒状的孢子囊,其内产生多个具有 2 条顶生鞭毛的球形或梨形的游动孢子,称为初生孢子。成熟时自孢子囊顶端的孔口放出,在水中游动短时间后,失去鞭毛,静止变圆,以后孢子又萌发成具有 2 条侧生鞭毛的肾形游动孢子,称为次生孢子,不久又静止,然后萌发成新的菌丝体。水霉上述的游动孢子有两种形态变化的现象通常称为两游现象(diplanetism)(图

15－8 A～C)。

有性生殖为配子囊接触配合。首先分别在不同菌丝的顶端产生隔膜,形成球形的卵囊和长形的精囊。卵囊内产生 1～20 个卵 精囊内不形成精子而产生多个雄核,精囊还产生一至数条丝状授精管,它们穿过卵囊壁将雄核送入卵囊内,1 个雄核与 1 个卵融合,完成受精作用(图 15－8 D～F)。每个受精卵形成 1 个卵孢子($2n$)。经过休眠,卵孢子萌发,首先进行减数分裂,并继续发育成新一代的无隔多核的菌丝体。也有的研究者认为减数分裂发生在产生雄核和卵时。

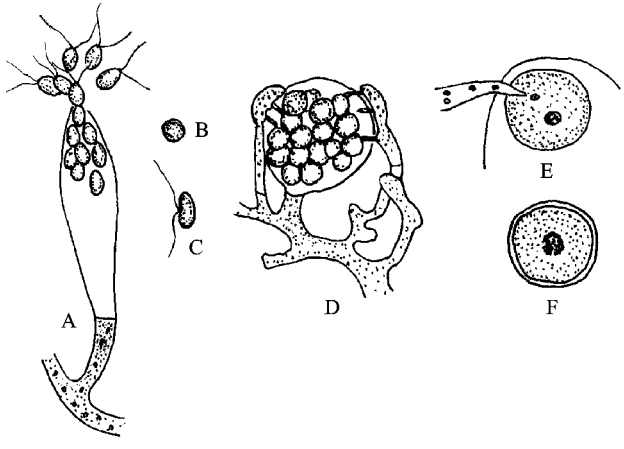


图 15－8 水霉的生殖

A. 孢子囊和初生孢子 B. 孢子静止变圆 C. 次生孢子 D. 配子囊接触交配
E. 一个授精管将雄核注入卵细胞放大 F. 卵孢子

水霉菌为水生,淡水池塘极常见,腐生或寄生于鱼卵、鱼的鳃盖或破伤的皮部,对水产养殖有危害。

(二) 接合菌亚门(Zygomycotina)

1. 主要特征

营养体为无隔多核的菌丝组成的菌丝体。细胞壁的成分为几丁质和壳聚糖。无性生殖产生不动的孢囊孢子,也有的产生厚垣孢子和节孢子。有性生殖为配子囊配合,产生的有性孢子为接合孢子($2n$)。有性过程中质配与核配相继进行,无 $n+n$阶段。

2. 常见代表种类

本亚门约 610 种,根霉属是其中最常见的代表种类。

根霉属(*Rhizopus*) 均为腐生菌,其中的匍枝根霉[*R. stolonifer* (Ehrenb.) ex Fr.]是最常见的一种,常腐生于面包、馒头等食物上,引起食物霉变。菌丝体无隔多核,疏松,绵白色。菌丝在基物上呈弓形匍匐蔓延,并向下生出假根(rhizoids)伸入基质中吸取营养。无性生殖很发达,常在假根处向上产生一至数条直立的菌丝,称为孢囊梗(sporangiophore),其顶端膨大形成孢子囊,内产具有多核的多个黑色的孢囊孢子(sporangiospore)。孢子囊的下方有 1 个半球形的囊轴(columella)。孢

子囊破裂后,孢子散出,在适宜条件下萌发成新的菌丝体。在夏季高温期间,匍枝根霉的无性生殖过程非常快,2 ~ 3 天就可完成一个周期,产生的大量孢囊孢子又迅速侵染其他食物。

有性生殖不常见。匍枝根霉的配子囊配合为异宗配合。(+)、(−)菌丝顶端膨大,并产生一横隔,顶端的 1 个细胞形成多核的配子囊,连接配子囊的一段菌丝称为配子囊柄。(+)、(−)配子囊顶端接触,端壁融解,彼此连通,两个配子囊中的细胞质首先发生配合,接着(+)、(−)核成对融合。配子囊融合后形成 1 个具有多个二倍体核的接合孢子(zygospore)。成熟时,形成厚壁,变为球形,表面具有疣状突起。休眠后,在适宜条件下萌发产生 1 条孢子囊梗,顶端形成孢子囊,特称接合孢子囊(zygosporangium),其中的二倍体核均进行减数分裂,产生单倍体的(+)、(−)孢子,释放出来后,各自萌发产生新一代的(+)、(−)菌丝体。

匍枝根霉的生活史过程亦无 $n+n$ 阶段,仅有单倍体和二倍体核相的交替,其无性和有性过程如图 15−9。

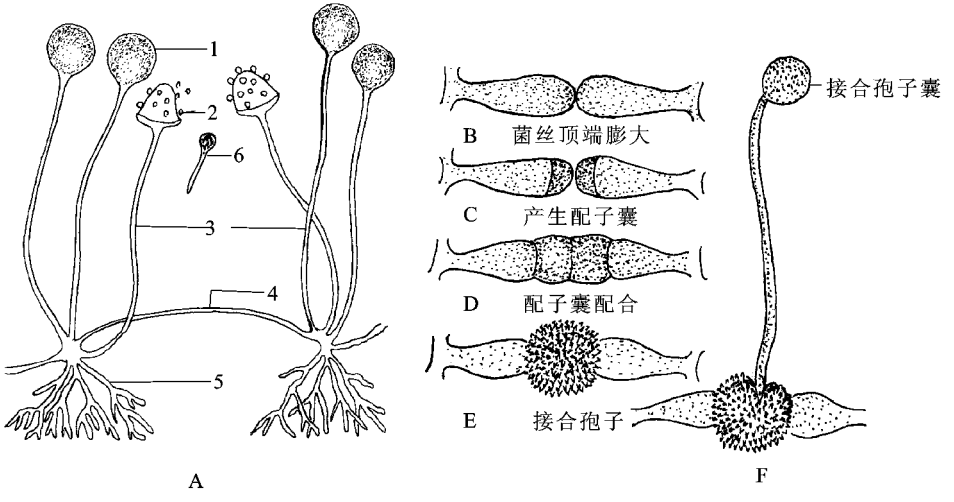


图 15−9 匍枝根霉的无性和有性生殖

A. 无性生殖 B ~ E. 有性生殖(配子囊配合)各时期 F. 接合孢子萌发

1. 孢子囊 2. 孢囊孢子 3. 孢囊梗 4. 匍匐菌丝 5. 假根 6. 孢子萌发

匍枝根霉能产生果胶酶,常用来发酵豆类和谷类食品。其他一些根霉也可用来制曲酿酒,如米根霉(*R. oryzae*)可用作糖化菌生产酒曲。少根根霉(*R. arrhizus*)等可用来产生乳酸。但它们又有危害的方面,如匍枝根霉常使食品、瓜果、蔬菜和甘薯腐烂;少根根霉还能使人眼球突出甚至失明。

(三) 子囊菌亚门(Ascomycotina)

1. 主要特征

极少数为单细胞(如酵母菌),绝大多数为有隔菌丝组成的菌丝体,但隔膜具有孔;细胞壁的成分为几丁质;无性生殖主要产生分生孢子,也有的产生节孢子、厚

垣孢子等；有性生殖为配子囊接触配合，也有的为体配；有性过程中形成子囊（ascus），有性孢子是在子囊中产生的，称为子囊孢子（n）；有性过程中质配与核配间隔开了，有明显的 $n+n$ 阶段；绝大多数种类都形成子实体，即产生和容纳有性孢子的组织结构。这种结构是由子实层和包被两大部分组成的。子囊菌的子实体也称子囊果（ascocarp，ascoma），子囊果有 3 种主要类型：闭囊壳（cleistothecium）、子囊壳（perithecium）和子囊盘（apothecium）（图 15－10）。

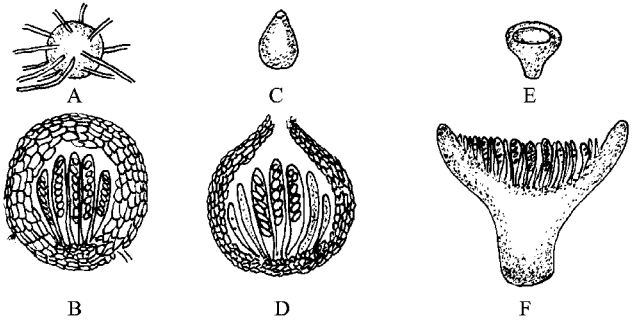


图 15－10　子囊果的主要类型（外形和纵切面放大）

A，B. 闭囊壳：球形，无开口（A. 外形，B. 纵切面）　C，D. 子囊壳：瓶状，仅顶端有 1 小孔口，多埋生于子座中（C. 外形，D. 纵切面）　E，F. 子囊盘：盘状、杯状、子实层完全外露（E. 外形，F. 纵切面）

2. 子囊、子囊孢子和子囊果的形成过程

子囊菌最突出的特征是产生子囊、子囊孢子和子囊果。

现以火丝菌［*Pyronema confluens*（Pers.）Tul.］为例介绍子囊菌的有性过程和子囊、子囊孢子、子囊果等的发生和形成过程。

火丝菌属于盘菌纲（Discomycetes），菌丝体呈白色，菌丝具有隔，每个细胞含 6～12个核（n），子囊盘呈红色，小型，直径 1～3 mm。无性生殖时产生节孢子进行繁殖。其有性过程如下：

有性生殖为配子囊接触配合。首先分别在一些二叉状分枝的菌丝顶端形成精子囊和产囊体（ascogonium）。精子囊为雄性，常为棒状，其内的核进行多次分裂，形成 100 多个精核。产囊体为雌性，球形至圆柱形，较大，顶端有 1 个长形弯管状的受精丝（trichogyne），基部与产囊体间有横隔膜，产囊体内有多个雌核。当受精丝与精子囊接触时，二者接触处的壁溶解，受精丝基部与产囊体间的横隔也融解，精子囊中的细胞质与精核通过受精丝流入产囊体内。此时精子囊中的细胞质与产囊体内的细胞质发生配合，称质配（plasmogamy），但雌、雄核不发生融合，而是成对地靠近。质配后，在产囊体的上半部向外产生许多短菌丝，称产囊丝（ascogenous hypha），成对的雌、雄核移入产囊丝中。然后，产囊丝中在成对的核间产生横隔，形成多个具有雌、雄核的双核细胞。此时的双核细胞不是简单的单倍体双核细胞，而是含有雌、雄核的双核细胞。由于雌雄核尚未融合，又不是二倍体（$2n$），因此，此时的双核细胞只能用（$n+n$）表示。$n+n$ 的产囊丝再经过下述一系列的发育过程

形成子囊。

首先，每个产囊丝顶端的双核细胞均可伸长，并弯曲成钩状体，称产囊丝钩（crozier，hook），其内的双核同时分裂，形成 4 核。钩状体内产生 2 个横隔，将钩状体分隔成 3 个细胞，其中钩尖为 1 个单核细胞，与钩尖相连的为 1 个含双核（1 个雌核和 1 个雄核）的钩头细胞，基部 1 个含单核的钩柄细胞。钩头细胞即为子囊母细胞（ascus mother cell），再经膨大，伸长，发育为子囊（ascus），其内的雌、雄核发生融合，即核配（karyogamy），形成二倍体的合子核（$2n$）。合子核不休眠即减数分裂，产生 4 个单倍体的核，紧接着各核发生一次有丝分裂，产生 8 个核，然后 8 个核各形成 1 个子囊孢子，排成 1 列。在子囊母细胞发育成子囊和子囊孢子的同时，钩尖细胞与钩柄细胞接触处的壁融解，2 个细胞连通，又形成 1 个双核细胞，该细胞又可发生钩状体，双核同时分裂，产生 2 个横隔膜，形成 3 个细胞，其中的双核钩头细胞又形成 1 个子囊和产生子囊孢子。如此反复发生，最终产生许多子囊，这些子囊整齐地排列成 1 层，栅栏状，并间生有许多由营养菌丝插入形成的侧丝（paraph-

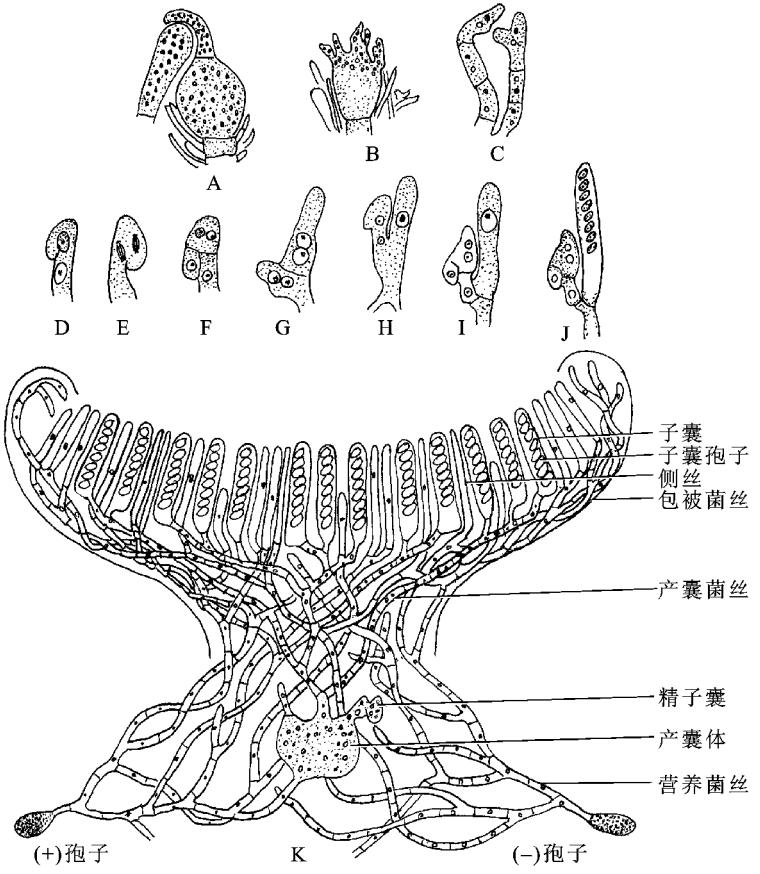


图 15−11 火丝菌的有性生殖和子囊、子囊孢子、子囊盘的形成图解

A. 精子囊和产囊体 B. 产囊体在质配后产生出产囊丝 C. 产囊丝放大

D ~ J. 钩状体的形成和子囊、子囊孢子的产生过程 K. 子囊盘的形成过程

ysis)，两者共同组成子实层(hymenium)。与上述发育过程的同时，营养菌丝向上和向外生长，除一部分插入子囊之间参与形成一些侧丝外，大部分菌丝形成子实层的支持和保护结构，即包被。包被和子实层共同组成火丝菌的子实体，即子囊果。其形状为小盘状，红色。子实层完全在盘面上裸露故称子囊盘。当子囊孢子从子囊中散放出来后，在适宜条件下即可萌发产生新一代的菌丝体。火丝菌的有性生殖和子囊、子囊孢子及子囊盘的形成过程见图 15－11。

3. 子囊菌亚门的分类和常见代表种类

子囊菌亚门在真菌中种类最多，约 15 000 种，按 Ainsworth(1973)系统分为 6 纲，即半子囊菌纲(Hemiascomycetes)、不整囊菌纲(Plectomycetes)、核菌纲(Pyrenomycetes)、腔菌纲(Leculoascomycetes)、虫囊菌纲(Laboulbeniomycetes)和盘菌纲(Discomycetes)。子囊菌的分布也很广泛，有的腐生，也有很多寄生于动植物体上。下面简介几种最常见的代表种类：

(1) 酵母菌属(*Saccharomyces*)　单细胞类型的子囊菌，属于半子囊菌纲，是子囊菌中最原始的类型，均不产生子囊果。酿酒酵母(*S. cerevisiae* Han.)是本属中最著名的代表，生于各种水果的表皮、发酵的果汁和土壤中。细胞为球形或椭圆形，内含 1 个细胞核，具有 1 个大液泡，细胞质中有油滴、肝糖等。通常以出芽方式进行繁殖。有性生殖为体配，由 2 个营养细胞或 2 个子囊孢子直接融合，质配后进行核配，形成的二倍体细胞即为子囊。经减数分裂后产生 4 个单倍体的子囊孢子，或 4 个子核又各进行 1 次有丝分裂，产生 8 个子囊孢子。子囊孢子释放出来后各自发育为 1 个新个体。2 个子囊孢子也可直接融合形成子囊。酿酒酵母用于酿造啤酒、酒精和其他饮料酒，还可用于发面制面包，以及生产甘油、甘露醇和有机酸等。菌体内有丰富的维生素和蛋白质，可食用，药用和做饲料，也可用于提取核酸、麦角醇、细胞色素 c、辅酶 A 等。酿酒酵母的生殖见图 15－12。

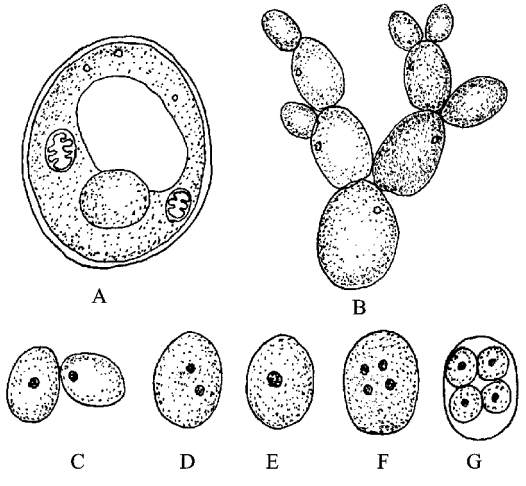


图 15－12　酿酒酵母的生殖

A. 营养细胞　B. 出芽生殖　C～G. 有性过程(C. 将要进行体配的 2 个细胞　D. 质配后内含双核($n+n$)　E. 核配　F. 减数分裂产生 4 个子核　G. 子囊内形成 4 个子囊孢子)

（2）麦角菌属（*Claviceps*） 属于核菌纲麦角菌科（Clavicipitaceae），为寄生于大麦、小麦、燕麦等多种禾本科植物子房中的子囊菌。该菌无性生殖时产生分生孢子，孢子传到寄主花穗上，侵入子房，在子房内发育成菌丝体，最后形成坚硬的黑色角状菌核，即麦角（ergot）（图 15－13 A）。菌核长 1 ~ 2 cm。越冬后萌发产生子座（stroma），每个菌核可产生 10 ~ 20 个子座。子座有 1 柄，顶端膨大呈球形，紫红色，直径 1 ~ 2 mm，其内埋生许多椭圆形的子囊壳，子囊壳的小孔口突出于子座表面。子囊壳内产生的子囊长圆柱形，内产 8 个线状的多细胞的子囊孢子。子囊孢子散出后，侵染麦类等禾本科植物的子房，并以无性生殖产生分生孢子蔓延侵害更多的植物。麦角菌有剧毒，牲畜误食后，严重者可致死，人误食也会发生严重后果，可引起手、足患病，使手、臂和腿部坏死。麦角为名贵药材，含 12 种生物碱，为妇科常用药，主要用于治疗产后出血和促进子宫复原等。

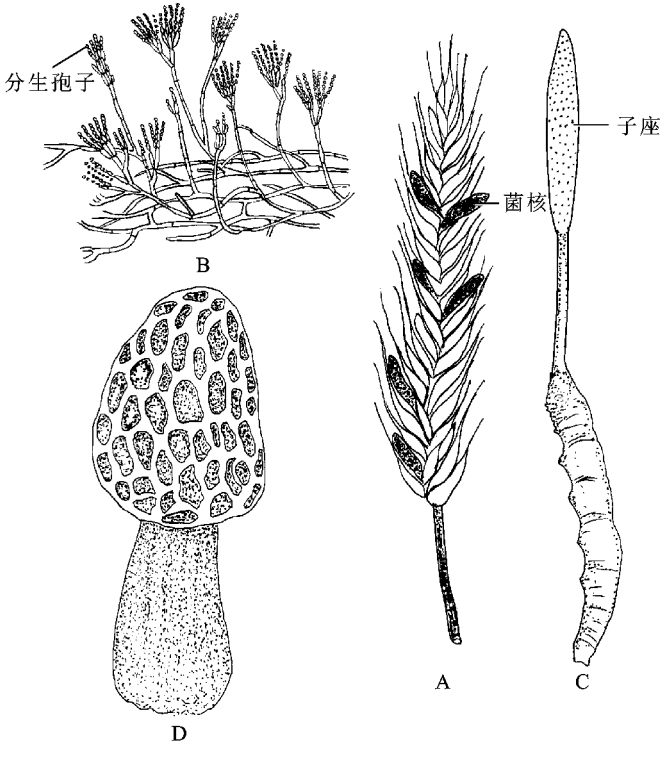


图 15－13 常见子囊菌

A. 麦角菌属 B. 青霉属 C. 冬虫夏草 D. 羊肚菌属

（3）青霉属（*Penicilium*） 属不整囊菌纲。营养菌丝具有隔，单核，白色。无性生殖发达，首先形成分生孢子梗，顶端产生扫帚状分枝，最末级的小枝称小梗，小梗顶端产生一串青绿色的分生孢子（图 15－13 B）。分生孢子散落后，在适宜条件下萌发成新一代菌丝体。青霉的有性过程不常见，所以曾将其列入半知菌类。经观察发现，在缺氧的条件下可形成球形闭囊壳，表面有网纹，子囊在闭囊壳内分散，

不排成整齐子实层。青霉属的种类分布很广，多腐生于水果、食物、皮革或纺织品上。有些种类也是一些动物和人的致病菌。也有些种类可药用，可产生抗菌素，如点青霉（*P. notatum* Westl.）、产黄青霉（*P. chrysogenum* Thom.）可提取青霉素，即盘尼西林（Penicillin）。还可从一些青霉中提取有机酸、乳酸等。

（4）虫草属（*Cordyceps*）　属核菌纲，鳞翅目昆虫的幼虫体内寄生的子囊菌。其中冬虫夏草[*C. sinensis*（Berk.）Sacc.]最著名（图 15－13 C）。该菌的子囊孢子秋季侵入鳞翅目幼虫体内，发育成菌丝并充满虫体，幼虫仅存完好的外皮，在虫体内菌丝形成菌核。越冬后，次年春天从幼虫头部长出有柄的棒状子座，其顶端产生许多子囊壳，其内的子囊各产生 8 个线形多胞的子囊孢子。由于子座伸出土面，状似 1 棵褐色小草，故该菌有冬虫夏草之名。该菌为我国特产，是一种名贵补药，有补肾和止血化痰之效。

（5）盘菌属（*Peziza*）　属盘菌纲。子实体盘状或杯状，子囊孢子 8 个，通常排列成 1 行。

其他常见或著名子囊菌类有羊肚菌属（*Morchella*）（图 15－13D）、白粉菌属（*Erysiphe*）、曲霉属（*Aspergillus*）、赤霉菌属（*Gibberella*）、马鞍菌属（*Helvella*）等。

（四）担子菌亚门（Basidiomycotina）

1. 主要特征

营养体均为有隔菌丝组成的菌丝体，并有初生菌丝体（primary mycelium）、次生菌丝体（secondary mycelium）和三生菌丝体（tertiary mycelium）之分。初生菌丝体是由担孢子萌发产生的单核单倍体菌丝体，生活时间短。次生菌丝体是经质配后形成的双核（$n+n$）菌丝体，生活期长，为担子菌的主要营养体，它可以多年生，有的可达数百年。三生菌丝体是由次生菌丝体特化形成的，其细胞内仍具有双核，由这类菌丝形成各类子实体。

质配后的双核细胞发育成繁茂的次生菌丝体有不同的方式，但以锁状联合（clamp connection）的方式较多。锁状联合过程如下（图 15－14）：

首先在 2 核之间的细胞壁一侧产生 1 个喙状突起，并向下弯曲，其中 1 核移入突起基部；2 个核同时分裂，产生 4 个核，1 个核仍留在突起中，然后产生 2 个隔膜，将其分隔成 3 个细胞，其中喙突为

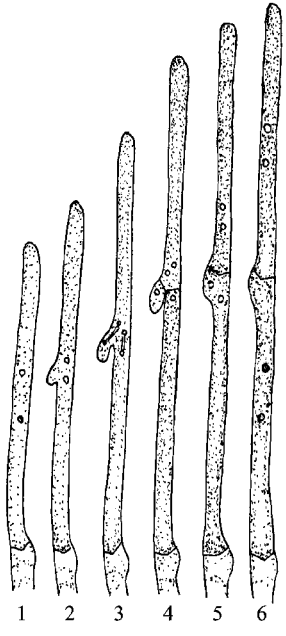


图 15－14　担子菌的锁状联合（自 G M Smith）

1. 双核细胞　2. 双核细胞的一侧细胞壁产生 1 个喙突　3. 1 核移入喙突中，双核同时分裂产生 4 个子核 4. 产生 2 个隔膜，形成 3 个细胞（2 个细胞单核，1 个细胞双核）　5，6. 2 个单核细胞细胞壁融解，又形成 1 个双核细胞

1 个单核细胞,另有 1 个双核细胞和 1 个单核细胞;喙突形成的单核细胞继续下弯,与另一个单核细胞的细胞壁接触,壁融解沟通,又形成 1 个双核细胞。这样,由一个双核细胞产生出 2 个双核细胞,并在 2 个双核细胞间存留 1 个喙突,这一过程即为锁状联合。担子菌中多数种类是以锁状联合这种特殊的细胞分裂方式增加双核细胞数目,以大量产生次生菌丝体。

担子菌的无性生殖是通过产生节孢子、芽殖、分生孢子等方式进行的。担子菌的有性生殖均为体配,而且性过程中质配与核配在时间和空间上间隔很远,$n+n$ 阶段时间很长。有性孢子为单倍体的担孢子(basidiospore),均是从担子(basidium)上产生的。担子分为单细胞的无隔担子(holobasidium)和 4 个细胞组成的有隔担子(phragmobasidium)两种类型(图 15-15)。有隔担子又有横隔担子和纵隔担子之分。核配和减数分裂都是在担子中进行的。

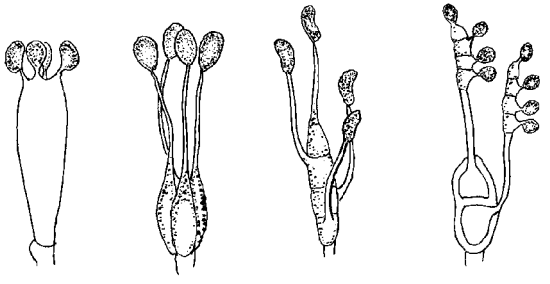


图 15-15 担子菌中担子的类型

A. 无隔担子 B. 纵隔担子 C,D. 横隔担子

担子菌中除冬孢菌纲(Teliomycetes)外均产生子实体,亦称担子果(basidiocarp),也有的称其为繁殖体,一般说均是由双核的次生菌丝体特化的三生菌丝体形成的,初生菌丝体均不能产生子实体。担子菌子实体的形态多种多样,如伞状、头状、球形、梨形、星状、笔状、半圆形、耳状等。在大小上差异也很大,大者直径可达 0.5 m,小的仅几毫米。质地上也是多种多样。子实体是担子菌产生有性孢子(担孢子)的高度组织化的结构,主要是由子实层和称为包被的支持及保护结构组成的。

2. 分类和代表种类

担子菌亚门的种类多,约 12 000 种。根据是否产生担子果和担子果是否开裂,通常将其分为 3 纲,即不产生担子果的冬孢菌纲(Teliomycetes),担子果开裂的层菌纲(Hymenomycetes)和担子果不开裂的腹菌纲。层菌纲中的伞菌目可作为担子菌亚门的重要代表种类。

(1) 伞菌目(Agaricales) 属于层菌纲,是最常见的一类担子菌。

担子果 即担子菌的子实体。形状为伞形,是由菌盖(pileus)和菌柄(stipe)两部分组成的(图 15-16)。菌盖是由表皮、菌肉和下面呈放射状排列的薄片即菌

褶(gills)组成的(少数种类为菌管)。有些种类在菌柄上有膜质的环状结构,称菌环(annulus),如蘑菇属(*Agaricus*);有些种类在菌柄的基部有菌托(volva),如草菇属(*Volvariella*)等;有些种类既有菌环又有菌托,如毒伞属(*Amanita*);也有的既无菌环,又无菌托,如口蘑(*Tricholoma mongolicum Tmai.*)等。菌环是由担子果上的内菌幕(partial veil)破裂时的残留物形成的。内菌幕是幼嫩的担子果连在菌盖边缘和菌柄之间的薄膜,它破裂之前遮盖住菌褶。当担子果继续发育,菌盖伸展和菌柄伸长时,内菌幕即被拉破,残留在菌柄上的部分就形成了菌环。菌托是由外菌幕破裂形成的,即有些伞菌的担子果在幼嫩时外面包围有一层膜,称外菌幕(universal veil),当菌柄伸长菌盖展开时,外菌幕被撕破,残留在菌柄基部的部分即形成菌托。伞菌目担子果的大小、颜色、质地等多种多样。

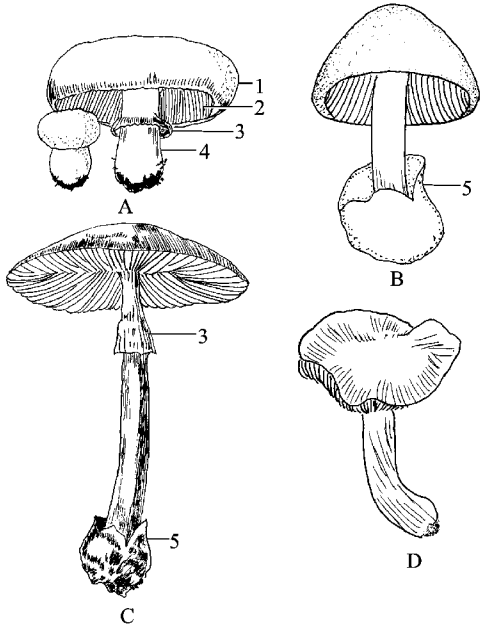


图 15－16　伞菌目担子果形态

A. 蘑菇属　B. 草菇属　C. 毒伞属　D. 口蘑属

1. 菌盖　2. 菌褶　3. 菌环　4. 菌柄　5. 菌托

菌褶　菌盖下面呈放射状排列,产生子实层的薄片。菌褶是由子实层、子实层基(subhymenium)和菌髓(trama)三部分组成的(图 15－17)。菌褶的两面均为子实层,它主要是由无隔担子、侧丝和囊状体(cystidium)组成的。无隔担子在其顶端的小梗上产生担孢子。无隔担子是由菌褶两面的双核细胞形成的,其发育过程

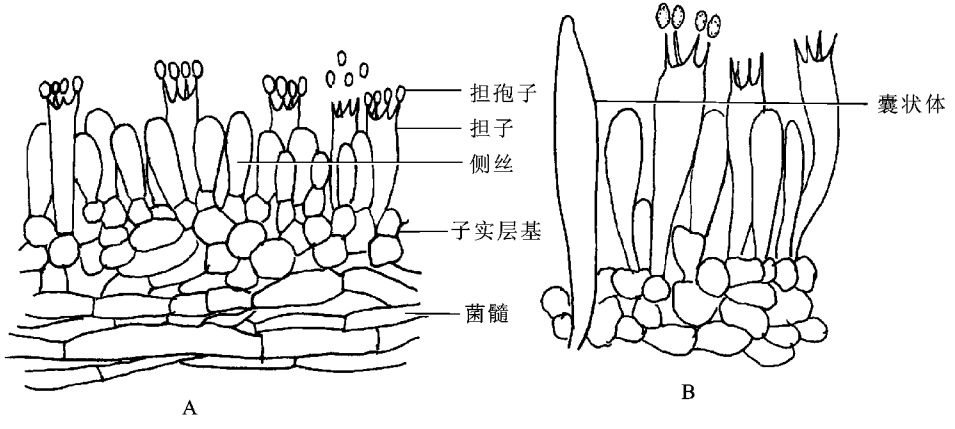


图 15－17　伞菌目菌褶切面观

A. 蘑菇属:无囊状体　B. 红菇属:有囊状体

是:首先进行核配;随之进行减数分裂,产生 4 个单倍体核;该细胞体积也随之增大,顶端产生 4 个小梗(sterigmata);每个小梗顶端膨大,细胞质随之流入,同时各有 1 个核也进入其中;小梗基部产生隔膜,各形成 1 个担子外生的担孢子(图 15-18)。

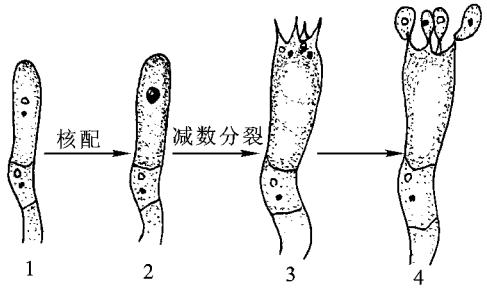


图 15-18 无隔担子和担孢子的形成过程

1. 双核细胞(可视为担子母细胞) 2. 核配 3. 减数分裂和产生 4 个小梗
4. 小梗顶端膨大,各进入一个核,小梗基部产生横隔,形成担孢子

侧丝是由不育的双核细胞形成的。有些种类在子实层中还有一些大型的细胞,即囊状体(隔胞),其长度可达相邻的菌褶。不同种类的囊状体的形状和大小也不一样。

子实层基是在子实层下的一些较小的细胞。菌髓位于菌褶的中央部位,通常由一些疏松排列的长形菌丝构成。

担孢子散落后,在适宜的条件下萌发产生单核单倍体初生菌丝体,但它们生活时间短,很快通过体配的方式在(+)、(-)菌丝间进行质配,并通过锁状联合,发展出大量的双核的次生菌丝体。次生菌丝体再经过进一步分化,形成三生菌丝体,最后由三生菌丝体钮结和分化形成新一代的伞状子实体,即担子果。伞菌目的生活史过程图解如图 15-19。

伞菌目约 150 余种,中国约 80 多种,其中有许多是营养丰富,味道鲜美的食用菌或药用菌,很多种类已可人工栽培。著名或常见的代表种类如双孢蘑菇[*Agaricus bisporus*(*Lange*) *Sing*]、口蘑、红菇属(*Russula*)、侧耳属(*Plerotus*)、香菇属(*Lentinus*)(图 15-20 A)、鬼伞属(*Coprinus*)、毒伞属(*Amanita*)等。此外,还有些种类在菌盖下不是菌褶而是有很多菌管,子实层生于菌管内壁上的伞菌类,即牛肝菌属(*Boletus*)(图 15-20 B)等。

(2) 层菌纲中其他目常见的代表种类(图 15-20 C ~ E):

银耳(*Tremella fuciformis*):银耳目。担子果富含胶质,白色,担子为纵隔担子(图 15-20 C)。具有食用和药用价值,为著名补品,广为人工栽培。

木耳(*Auricularia auricula*):木耳目。担子果耳状、片状,褐色,富含胶质,干后变黑变硬。具有横隔担子(图 15-20 D)。为著名食用、药用真菌,一直是纺织和矿山工人的保健食品,广为人工栽培。

灵芝属(*Ganoderma*):非褶菌目。担子果木质或木栓质,菌盖半圆形,子实层

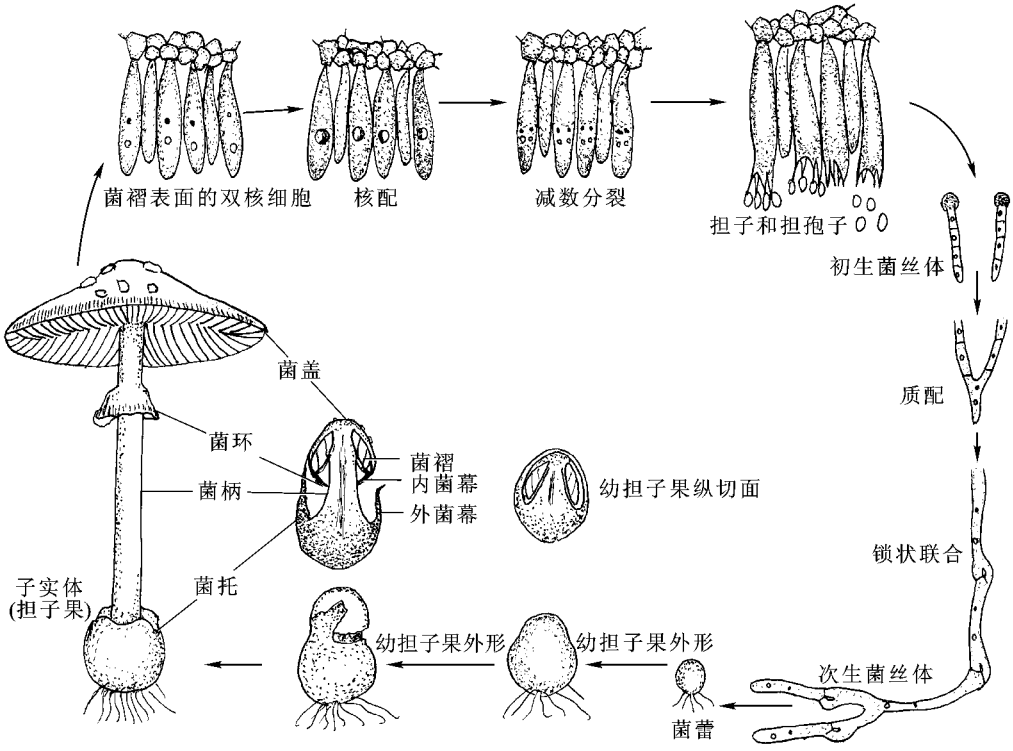


图 15－19　伞菌类生活史的基本过程

生于菌盖下的菌管内。为著名药用真菌，可大规模人工栽培。

猴头菌属（*Hericium*）：非褶菌目。担子果头状，白色，担子无隔，子实层生于菌齿（针）上（图 15－20 E）。著名食用、药用菌。

（3）腹菌纲常见代表种类（图 15－20 F～J）

鬼笔属（*Phallus*）：鬼笔目。担子果笔状，菌柄顶端具有钟帽状菌盖，菌柄基部具有菌托，担子无隔（图 15－20 F，G）。

竹荪属（*Dictyophora*）：鬼笔目。担子果笔状，菌柄粗而中空，顶端具有钟形菌盖，具有网格的裙状菌幕，菌柄基部具有菌托。名贵食用菌，已可人工栽培。

马勃属（*Lycoperdon*）：马勃目。担子果球形、卵形或梨形，具有内、外层包被，成熟时包被顶端开一小孔口（图 15－20 H）。

秃马勃属（*Calvatia*）：马勃目。担子果大，直径 15～95 cm，近球形、梨形或陀螺形。幼时白色，可食；老时，褐色，可作止血药等（图 15－20 I）。

地星属（*Geastrum*）：马勃目。担子果近球形，成熟时，外包被呈辐射状开裂为多个长三角形裂片，干时向外反曲，内包被顶端开一裂口（图 15－20 J）。

（4）冬孢菌纲常见代表种类

冬孢菌纲和层菌纲及腹菌纲的最大区别是全为寄生菌，不形成担子果。玉米黑粉菌可作为该纲中的最常见代表。

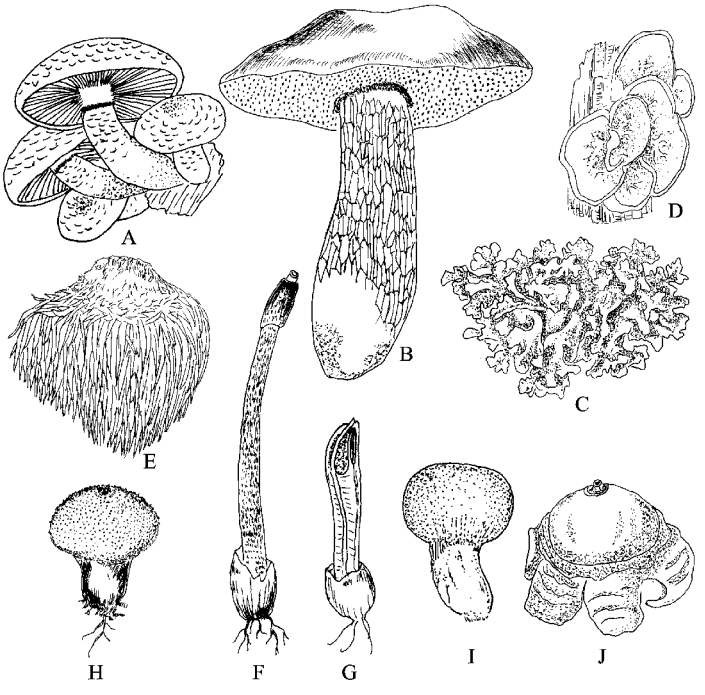


图 15-20 层菌纲和腹菌纲常见代表种类

A. 香菇 B. 美味牛杆菌 C. 银耳 D. 木耳 E. 猴头 F. 红鬼笔 G. 五棱散尾鬼笔 H. 网纹马勃 I. 头状秃马勃 J. 尖顶地星

玉米黑粉菌[*Ustilago maydis*（Dc.）Corda]：黑粉菌目，玉米最常见的病害菌。其担孢子是从横隔担子上产生的。担孢子随风传至玉米植株上，可从茎和花部侵入，首先萌发产生单核的初生菌丝体，经过质配和锁状联合过程产生大量的次生菌丝体（双核），在玉米受害部位形成白色瘤；后期由次生菌丝体的菌丝产生大量的双核的厚垣孢子，或称冬孢子，越冬后核配；次年春减数分裂，萌发产生具有 4 个细胞的横隔担子，每个细胞均可产生担孢子，但所产生的担孢子尚未脱落时又可以以出芽的方式产生芽孢子，担孢子或芽孢子又可侵害玉米，其生活史过程如图 15-21。

冬孢菌纲中其他常见种类如禾柄锈菌（*Punccinia graminis Pers.*），是一种转主寄生菌，寄主为小麦和小檗。生活史中共产生 5 种孢子，即担孢子、性孢子（spermatium，pycniospore）、锈孢子（aeci［di］ospore，plasmogamospore）、夏孢子（urediniospore，urediospore，uredospore）、冬孢子（teliospore，teleutospore，teleutosporodesma），是真菌在生活史中产生孢子种类最多的一种真菌。

（五）半知菌亚门（Deuteromycotina）

半知菌的最大特点是未发现它们的有性阶段，即只知其生活史的一半，所以称为半知菌（Fungi imperfecti）。一旦发现了它们的有性阶段，即将其重新归入到所属的分类群中。半知菌的菌丝均具有隔，从已有的研究发现，半知菌多属于子囊菌。半知菌的繁殖方式最常见的是产生各种类型的分生孢子进行无性生殖。半知

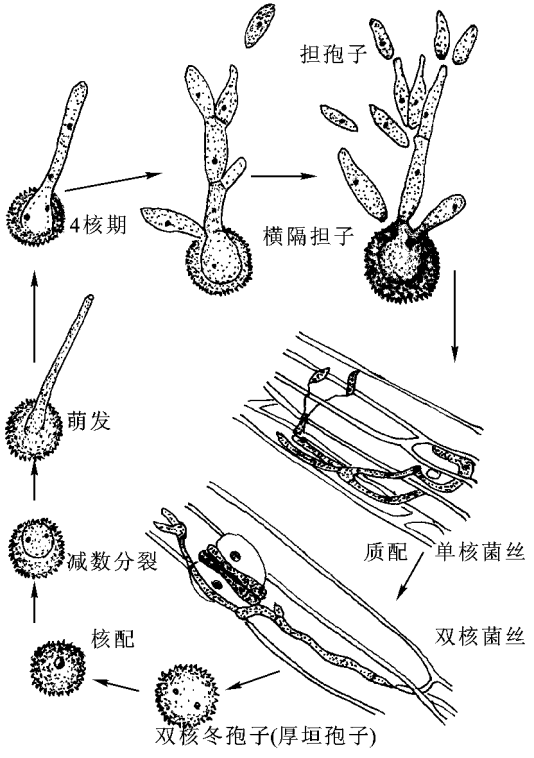


图 15-21　玉米黑粉菌生活史
(自 Alexopoulos 和 Mims)

菌亚门分为 3 纲,1 880 属,约 26 000 种。许多种类是动物、植物或人体的寄生菌。如寄生水稻上的稻梨孢(稻瘟病菌)(*Piricularia oryzae* Cav.),可引起水稻发生苗瘟、叶瘟、节瘟、穗颈瘟、谷粒瘟等,严重时可造成水稻颗粒不收。稻梨孢的分生孢子为 3 细胞,产于 2 ~ 5 根簇生的分生孢子梗的顶端。

三、黏菌和真菌的起源

对于黏菌的地位和起源问题目前仍看法不一致。有人根据它们营养时期为一团裸露的原生质团,和变形虫类似,故推测它们是从类似于原生动物的祖先演化而来。也有人则把它们视为动物,并列入原生动物门中。

对于真菌的起源目前也未能达成一致,总起来看主要有两种不同的推测。一种意见是多元论者的观点,他们认为不同的真菌起源于不同的藻类,如推测有些鞭毛菌类(水霉类)起源于黄藻中的无隔藻类;接合菌类来源于绿藻中的接合藻类;子囊菌类由红藻类演化而来等等。他们的主要依据是性器官的形态的相似性。这种看法过于勉强和不全面,近年来支持的人越来越少。另一种意见为单元论者。他们认为低等的真菌或其产生的游动孢子具有鞭毛,因而推测真菌是由原始的鞭毛生物演化而来的。这种鞭毛生物为单细胞,无叶绿素。低等原始的真菌再沿着

由水生到陆生，由简单到复杂，由低级向高级的演化趋势进化，由鞭毛菌类进化到接合菌类；子囊菌类可能是由接合菌中的一些种类演化而来；担子菌又是由子囊菌演化而来。

目前根据生物化学和细胞学的研究资料，对于鞭毛菌亚门中的卵菌类的地位提出了新的看法。由于卵菌类的 DNA 的 G－C 值高于接合菌，细胞壁成分为纤维素，以及赖氨酸的合成途径、色氨酸合成途径所需酶的沉降图谱等均和其他真菌不同，故主张将卵菌另立为双鞭毛菌亚门（Diplomastigomycotina）。

四、真菌的经济意义以及与人类的关系

（一）食用真菌

许多大型真菌为营养丰富，味道鲜美的食用菌，并具有高蛋白、低脂肪和低热量的特点，是当代人类的理想食品。中国食用菌资源丰富，约 800 种。全世界人工规模栽培的种类约有 20 余种以上，著名种类如双孢蘑菇、香菇、木耳、银耳、侧耳、猴头、竹荪等。

（二）药用真菌

许多真菌既可食用，又可药用，如香菇、木耳、猴头等；有些是著名药用真菌，如灵芝、猪苓、云芝、茯苓、竹黄、虫草等，特别是云芝、香菇等具有抗癌功效。据估计有抗癌作用的真菌约为 100 种以上。

（三）工业上的用途

酵母、曲霉、毛霉、根霉可酿酒；酵母可制面包。真菌还广泛用于化工、造纸、制革等工业，也可用于提取生长素等。

有些还可以分解木质素、纤维素和其他大分子有机物，在自然界的物质循环中有着极其重要的作用。

但也有些真菌是动物、植物和人的寄生菌，是许多病害的病原菌，如白粉病、锈菌、黑粉病、稻瘟病等。也有些真菌引起食物或衣物霉变。黄曲霉毒素可引起动物或人致肝癌，误食毒蘑菇也可使人致死等。

第三节 地 衣 门
（Lichenes）

地衣是一类很特殊的生物，它们是由真菌类和某些真核绿藻或原核蓝藻类形成的共生体。

一、地衣的主要特征

（一）地衣体的组成和营养关系

多数地衣是由 1 种真菌和 1 种藻类共生，形成相互依存的共生体，少数为 1 种

真菌和 2 种藻类共生。共生的真菌绝大多数为子囊菌亚门的盘菌类和核菌类，少数为担子菌亚门的几个属，极少数为半知菌亚门的种类。在中欧还发现了 1 种鞭毛菌亚门的真菌（*Cystocoleus racodium*）。地衣体中共生的藻类为原核生物中的蓝藻和真核藻类中的绿藻，约 20 多属。其中最多的是蓝藻中的念珠藻属（*Nostoc*）和绿藻中的共球藻属（*Trebouxia*）及橘色藻属（*Trentepohlia*），这 3 属约占地衣中共生藻类的 90%。

地衣体中的藻类和真菌是一种互惠共生关系。真菌包围藻类细胞，并决定地衣体的形态。真菌从外界环境中吸取水分和无机盐，供给藻类；藻类进行光合作用，制造的养料除供自身生长发育外，也为共生的真菌提供营养。若从地衣体中将真菌和藻类分离，分别单独培养时，藻类可独立生长发育，而真菌则死亡，由此表明真菌在营养上对藻类的依赖性。真菌和藻类的共生关系是长期演化的产物，一旦形成了地衣体，它既不同于一般的真菌，也不同于通常的藻类，是一类特化的生物。也有一些学者认为地衣体中真菌控制藻类，并决定地衣体的形态，因而主张地衣是一类特化的真菌，甚至有的主张地衣就是真菌的一个类群。本教材仍将地衣作为独立的一个门，并归入真菌界。

（二）地衣的形态

地衣的形态和生长状态可分为 3 种基本类型：

1. 壳状（Crustose）

地衣体呈皮壳状，紧贴在岩石、树皮和土表等基质上。无下皮层结构，菌丝直接伸入基质中。很难从基质上采下。这类地衣种类多，常在岩石表面呈现各种不同色彩。最常见的种类如茶渍属（*Lecanora*）、文字衣属（*Graphis*）、毡衣属（*Ephebe*）等（图 15－22 A）。

2. 叶状（foliose）

叶片状，各种形状，不分裂或多次叉分。下面有菌丝束形成的假根或脐，将地衣体固着于基质上。可从基质上采下。常见种如梅衣属（*Parmelia*）、地卷属（*Peltigera*）、皮果衣属（*Dermatocarpon*）（图 15－22 B，C，D）等。

3. 枝状（fruticose）

树枝状或须根状，直立或下垂。常见种类如石蕊属（*Cladonia*）、松萝属（*Usnea*）（图 15－22E，F）等。

（三）地衣体的结构

地衣体均由共生真菌的菌丝和共生藻类组成，但排列方式和结构类型则各有不同。这里仅以典型的叶状地衣类型为例予以介绍。如梅衣属，将其叶状体作垂直切面，从上至下的结构为上皮层（由真菌菌丝紧密排列组成）、藻胞层（由藻类细胞集中排列而成）、髓层（由疏松的菌丝交织而成）、下皮层（菌丝紧密排列而成）（图 15－23A）。从下皮层还产生出由菌丝束形成的许多假根。由于藻类细胞在上皮层下方集中排列形成一层，故称这种类型的结构为异层地衣（heteromerous lichen）。另有一些种类，藻类细胞和菌丝混合交织，不集中排列为一层。这种结构类型的地衣称为同层地衣（homoeomerous lichen），如胶衣属（*Collema*）（图 15－

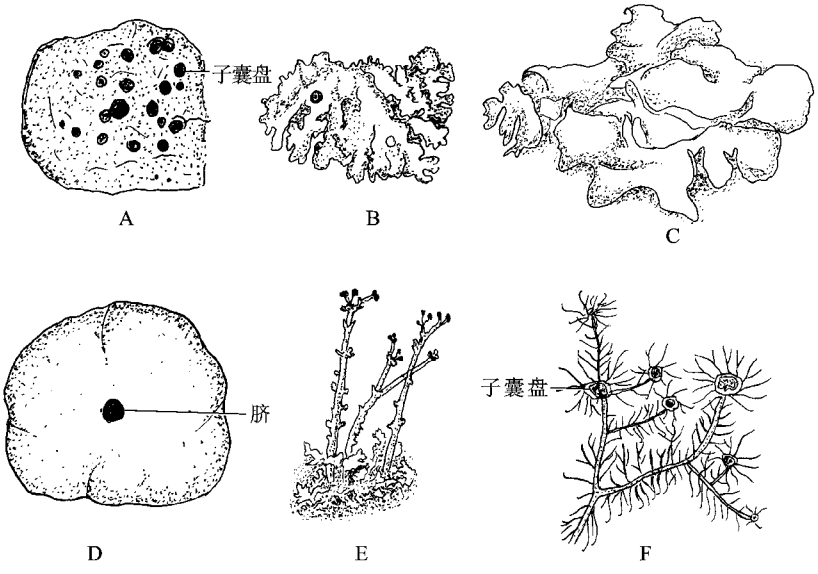


图 15－22 地衣的形态

A. 壳状地衣(毡衣属) B～D 叶状地衣:[B. 梅衣属 C. 地卷属 D. 皮果衣属(腹面观)] E,F 枝状地衣(E. 石蕊属 F. 松萝属)

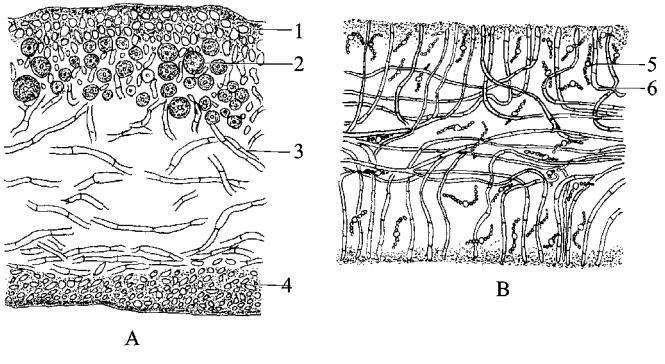


图 15－23 异层地衣和同层地衣(自贺元等)

A. 异层地衣 B. 同层地衣

1. 上皮层 2. 藻胞层 3. 髓层 4. 下皮层 5. 念珠藻 6. 菌丝

23B)等。异层地衣的种类占大多数。

(四) 地衣的繁殖

1. 营养繁殖

地衣体中的菌、藻共同进行。主要方式有:地衣体的部分断离,产生粉芽(soredium)(图 15－24A);产生珊瑚芽等。上述各种营养繁殖结构脱离母体后,均可在适宜条件下形成新个体。

2. 无性生殖

由地衣体中的菌类和藻类分别进行。菌类多产生分生孢子,但孢子萌发成菌丝后遇有适合的藻类即形成新的地衣共生体,否则将会死去。藻类在地衣体内可

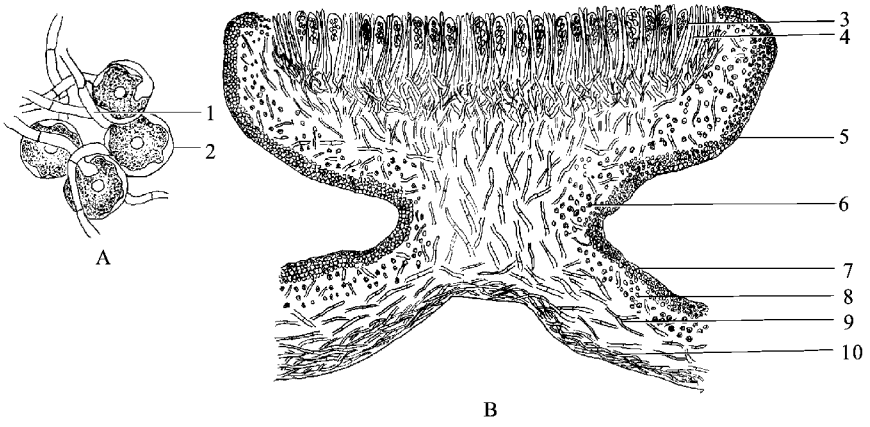


图 15－24　地衣的繁殖

A. 粉芽　B. 子囊盘和地衣体垂直切面
1. 菌丝　2. 藻细胞　3. 子囊和子囊孢子　4. 侧丝　5. 子囊盘
6. 藻细胞层　7. 上皮层　8. 藻细胞层　9. 髓层　10. 下皮层

进行无性生殖，以增加其数量。

3. 有性生殖

仅共生的真菌进行，共生的子囊菌类最多，它们和子囊菌的有性生殖过程一样，最后形成子囊果（子囊盘、子囊壳等），尤以盘菌类最多，在地衣体表面即可见所产生的子囊盘（图 15－24B）。在子囊中产生子囊孢子，散出后萌发成菌丝，但必须遇有适合的共生藻类才能形成新的地衣体，否则即死去。共生菌为担子菌的，则产生担子和担孢子。

（五）地衣的分布

地衣分布很广，在裸露的岩石表面、树皮、地表均有生长。在高山带、冻土带以及南极和北极也有大量分布。地衣对 SO_2 敏感，在工业区和人口密集的城市如果有一定量的 SO_2 排出时，地衣就会生长不良或死去，所以，根据地衣的这一特性，科技工作者常用地衣作为大气污染的监测生物。

二、地衣的分类

地衣约 500 余属，约 25 000 余种。有人根据共生真菌的类别将其分为 3 纲，即子囊衣纲（Ascolichens）、担子衣纲（Basidiolichens）和不完全衣纲（Lichen imperfecti）。也有人将地衣分为 2 纲。总之，地衣的分纲目前尚不完全统一。

三、地衣的经济价值和在自然界中的作用

有些地衣可药用，地衣酸是地衣代谢的中间产物，很多地衣酸有抗菌作用。

有些地衣可作饲料，如在亚北极的针叶林带中生长的石蕊、冰岛衣等地衣为驯鹿的重要饲料。

有些地衣可用来提取香水、石蕊试剂或一些染料。

少数种类的地衣可食用,如冰岛衣等;有的可作饮料,如石耳[*Umbilicaria esculenta*(Miyoshi)Minks]和地茶[*Thamnolia vermicularia*(SW.)Ach. ex Schaer]。

地衣为自然界中的"先锋生物"或"开拓者",它们可加速岩石风化和土壤的形成,并为苔藓和其他植物的生存打下初步基础。地衣也可用于大气环境污染的监测。

大量生长在柑橘、茶树等经济林木上的地衣会影响果木生长,造成危害。

地衣、真菌和菌物的研究进展

地衣与共生

德国植物学家施文德奈尔(Schwendener)首先发现了地衣是真菌与藻类共生的复合生物体。这一重要发现结束了地衣研究史上长期未能揭开的"地衣之谜"时代,成为地衣科学发展史中的第一个里程碑。不过他将地衣中的菌、藻共生解释为"主奴共生"(helotism),即真菌为"主",藻类为"奴"。关于菌、藻共生的本质,确实是个极为复杂的问题,迄今的实验证据还不足以全面回答这个难题。但是,根据研究进展,地衣的共生菌是依赖于共生藻的光合作用提供碳源而生活。如果共生藻为念珠藻或称念珠蓝细菌,它还能从大气中固定氮素。在地衣体内,共生菌伸出吸器从共生藻的生活细胞中获得有机营养(寄生现象)。有的进入吸器将部分藻细胞致死后继续吸收残余养分(腐生现象)。藻细胞膜的透性也被共生菌所改变,从而加强了藻细胞内养分的外渗,有利于共生菌的吸收利用。另一方面,细胞由于被交织的菌丝组织所包围而免遭外界的损伤;使光照强度适当减弱,有利于共生藻在弱光照下的生命活动;通过菌丝组织的吸水与失水过程,有利于矿物盐的积累供藻细胞生长发育之需。实验证明,参与地衣菌、藻共生的藻类在光合作用下所释放的碳化物类型因共生藻的类群不同而各异。通常念珠藻和伪枝藻释放葡萄糖,橘色藻释放赤藓醇,明球藻则释放山梨糖醇,而胶球藻及共球藻却释放核糖醇。至于氮素营养,地衣除了从其周围生境中吸收利用之外,其共生蓝藻还可直接从大气中固定。因此,长期以来,关于地衣中的菌、藻共生被理解为"互惠共生"(mutualism)。但是,也有人认为是"寄生"或"内腐生"(endosaprophytism)。美国学者阿玛简(Ahmadjian)以一种红头石蕊(*Cladonia cristatella*)的实验结果为例,将地衣中的菌、藻共生解释为"有控寄生"(controlled parasitism),就像人类饲养家禽以提高人类营养水平。这一观点,实际上正是施文德奈尔"主奴共生"的现代解释,而"有控寄生"则为其科学术语。由此看来,地衣实际上是一群专化性很强的真菌,其中绝大多数为子囊真菌。但是它们在自然界必须和藻类共生才能生存。地衣的科学名称(学名)正是这些真菌的学名。而其共生藻则有其各自独立的藻类学名。

真菌与菌物

根据分支学派(Cladistics)的理论,生物在演化中的自然类群包括单系类群(monophyletic group),即该类群的成员是同一个祖先的全部后裔,而不应是它的部分后裔;或者是并系类群(paraphyletic group),即同一祖先的部分后裔;或者是复系类群(polyphyletic group),即不同祖先的后裔,亦即通常所谓的异源类群(heterogeneous group)。单系类群是系统分类学家所追求的目标。

在生物被分化为植物和动物两界时,真菌和地衣被归入植物界的低等植物。在20世纪60

年代末,以有无细胞核膜为界将整个生物分为原核与真核生物时,原核生物独立为界;真核生物被分为四界,即动物界、植物界、真菌界和原生生物界。这个五界分类系统主要是以生物的形态相似度与摄食方式为依据。到 70 年代末,根据细胞核的核糖体核糖核酸小亚基(SSrDNA)的分子结构之异同将所有生物分为 3 个彼此独立的超界,即细菌、古菌和真核生物。

小亚基(SSrDNA)序列的系统学分析表明,在五界系统中,真核生物中的"真菌界"实际上是一个复系类群。因此,与真菌亲缘关系较远的卵菌与黏菌已被从真菌界中排除。其中的卵菌等所谓的假菌类群和一些藻类被归入"管毛生物界"(Chromista Ckirk et al,2001)。

由于黏菌本身也是复系类群,因而暂被归入原生动物界。这样一来,现在的真菌界便只剩下子囊菌(包括地衣型与非地衣型)、担子菌(包括少数地衣型)、接合菌及壶菌 4 个门类。

然而,由于卵菌和黏菌习惯上一直是由真菌学家进行研究,所以通常仍将它们与现在的真菌界放在一起,作为一个复系类群出现在专业著作中。于是这个复系类群便被称为"由真菌学家所研究的生物";"真菌联合体";"泛真菌"或以"f"小写的"fungi"代表五界系统中复系的泛真菌,以"F"大写的"Fungi"代表现在的单系真菌界。不过所有这些建议迄今还未被大家所认可。在我国,五界系统中的复系真菌被称做"菌物"的建议已被广大科学家所接受。因此,所谓"菌物",指的是真核生物中早先被当作真菌界的复系类群或异源类群,即现在的真菌界、管毛生物界的一部分(该界还包括其他类群)以及原生动物界的一部分(该界所包括的类群更多)。它不是从形体大小来划分,而是以系统发育关系来归类。它们在形体大小上既包括肉眼看不见的微观生物,也包括直径或长度达数米的宏观生物。从系统发育角度看,它们在生物演化中是来自不同祖先而又各自完整的不同独立类群。其中的黏菌本身也是来自不同祖先的复系类群。

菌物基因资源产业的兴起与展望

据专家估计,全世界有菌物约 150 万种,中国不少于 20 万种。每一种菌物都具有各自独特的基因库。这 150 万彼此不同的基因库是人类最宝贵的财富之一。这 20 万种彼此不同的基因库是我国最宝贵的财富之一。在分子生物学和基因工程取得重大突破的今天,难于人工培养已不是菌物资源开发利用的障碍。因此,以少数容易培养的微生物为资源的传统发酵工业时代已近结束,以多样化的菌物基因为资源的高新产业时代即将开始。面对这一挑战,英国、美国、日本、加拿大及巴西等国的医药公司已捷足先登,将注意力集中在难培养的真菌、地衣、黏菌及其他丰富而多样化的菌物基因资源上。在人们所预言的 21 世纪——生物学世纪里,菌物基因资源产业的兴起与发展必将扮演着重要的角色之一。

参考文献

1. 魏江春. 地衣. 见:裘维蕃主编. 菌物学大全. 北京:科学出版社,1998. 445~548

2. Hawkaworth D L. The Fungal dimention of biodiversity:magnitude, significance, and conservation. Mycol Res, 1991,95(6):641~655

3. Woese C R, G E Fox. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain:the primary kingdoms. Proc Nalt Acad Sci,1977,74(11):5 088~5 090

(魏江春　中国科学院院士中国科学院微生物所　研究员)

思考与探索

1. 结合教材的学习并查阅文献资料,分析黏菌、真菌和地衣的主要异同,并分析它们在生物界中的地位。

2. 怎样分析真菌生殖方式和生殖过程的多样性？
3. 比较分析子囊菌中的子囊、子囊孢子、子囊果与担子菌中的担子、担孢子、担子果发育形成过程的主要异同，了解和研究这些问题有何理论上和实践上的意义？
4. 当你在自然界或日常生活中发现了属于真菌的生物时，你将会依据哪些特征把它们分别区分为鞭毛菌、接合菌、子囊菌或担子菌的各个亚门？
5. 怎样认识真菌与人类的关系？真菌开发应用的前景如何？
6. 怎样分析地衣中藻、菌的营养关系？地衣在自然界中有何重要意义？它们有何应用价值？
7. 根据伞菌类的生活史过程，试设计一个驯化野生大型真菌的主要步骤和方案。

第十六章

植物与环境

提 要 植物与环境是植物生物学的重要组成部分。本章在阐明环境的基本概念的基础上，主要从植物个体、种群、群落和生态系统 4 个层次介绍了植物与环境之间的相互关系，分析了植物对各种环境因子的生态适应性；阐明了种群数量变化的基本规律及空间分布格局；简述了植物群落的结构、演替以及世界和中国植被的主要类型；介绍了生态系统的概念、结构、能量流动和物质循环过程，特别强调了植物在生态系统中的地位和作用。这些基本知识不仅是学习植物生物学时不可缺少的，也为以后进一步学习生态学打下初步基础。

几乎在地球表面的任何角落都生长着各种类型的植物，这些植物在适应多样化环境的过程中，都发展出了各自的形态结构、生理生化特性、繁殖特点等，构成了地球上类型繁多的植被景观。

植物与环境的关系具有两方面的含义：其一是指植物个体以其自身的变异，适应不断变化的环境和环境对植物的塑造或改造作用；其二是指植物群体在不同环境中的形成过程及其对环境的改造作用。探讨植物与环境之间的相互关系和植物在生态系统中的主要作用是本章的主要内容。

第一节　关于环境的概念

植物与环境之间的关系十分密切，同一种植物在不同的环境中所表现出来的形态、结构、生理、生化等特性是不一样的。例如，生长在溪流旁的薄荷（*Mentha arvensis*），叶肉海绵组织发达，栅栏组织不发达，含薄荷油成分为 0.17%；若将其移植到肥沃的土壤中时，叶肉海绵组织减缩，栅栏组织则发达，含薄荷油成分明显增加至 1%。由此可见植物生活与环境之间的密切程度。为了更好地认识植物与环境之间的相互关系，有必要首先明确有关环境的几个概念。

生态学中所理解的环境(environment)是指生物有机体周围的生存空间。在这种意义上,生物环境不仅包括对其有影响的各种自然环境条件,而且还包括其他生物有机体的影响和作用。这一生存空间中的自然环境是客观存在的,在没有有机体存在以前就自然存在着。在这一生存空间中,必然包含着生物生活所需要的,不需要的,甚至是有害的各种因子。组成环境的每个因子就称其为环境因子(environment factor),如气候因子、土壤因子、地形因子、生物因子等。在环境因子中对于某一具体植物种的生活起直接作用或其生长发育所必需的因子称为生态因子(ecological factor)。生态因子的综合称为生态环境(ecological environment)。植物环境是指在一定时空内,维持植物生命活动所必需的一切物质、能量和条件的总和。生境(habitat)是指生物体(植物、动物和微生物)所居住的地方。

植物的小环境(micro-environment)是指接近植物个体表面或个体表面不同部位的物理环境。例如,叶片表面附近,由于光照强度、大气温度和湿度等的变化,使叶表面附近形成了一种特殊的小气候,这种小气候对植物叶片的光合作用强弱有着直接的影响,因此,植物叶片表面的光照强度、温度和湿度等就是植物叶片的小环境。

体内环境(inner environment)是指植物体内部的环境。如叶片气孔内部直接和叶肉细胞接触的气腔、气室内的环境就是植物的体内环境。

植物的生活除了与中小尺度环境和微环境直接有关外,还与大尺度范围的环境有着密切的关系。

一、生物圈的环境

地球提供了植物生长发育所需要的一切物质基础,而太阳则提供了植物生活最根本的能量,因此,太阳和地球是植物生存最根本的环境基础,可以说一切环境特征都是由此产生的,这就是植物生存的宇宙环境和地球环境,从而奠定了生态学上的宏观概念。

生物圈(biosphere)这一术语是奥地利地质学者休斯(Suess)在 1875 年首次提出的,但当时并没有引起人们的注意,直到 20 世纪 20 年代以后,才逐渐被人们认识和重视。什么是生物圈呢?简单地说生物圈就是地球上全部生物及其赖以生存的环境的总体。生活在大气圈、水圈、岩石圈和土壤圈界面上的生物,就构成了一个有生命的生物圈。根据生物分布的幅度,生物圈的上限可达海平面以上 10 km 的高度,下限可达海平面以下 12 km 的深度。在这一广阔的范围内,最活跃的是生物,而植被在能量流动和物质循环过程中扮演着极其重要的作用,因为地球上总的生物产量中,植被占了 99%,正是它们将太阳能转化为化学能和生物能,为异养生物的生存提供了丰富的物质基础。大气圈、水圈、岩石圈和土壤圈这些自然圈是生物圈在地球表面上的环境,它们都具有各自的特征。

(一) 大气圈

地球表面的大气圈(atmosphere)虽然其厚度从地球表面到空中约有 1 000 km

以上，但是对植物生活起直接作用的却是大气圈下部的对流层，其平均厚度约为 10 km（极地上为 8 km，赤道上为 16 km），占全部大气质量的 70% ~80%。对流层中空气的主要成分保持不变。氧气总质量近 10^8 kg。氮气是中性介质，它的作用是“冲淡”氧气，减少氧化作用。二氧化碳在空气中含量虽然不多，但作用极大。首先，它是光合作用的原料；其次，它具有吸收和释放辐射能的作用，影响地面和空气的温度。由于二氧化碳比重较大，所以在 3 ~4 km 以上的高度范围内，CO_2 要比下层少得多，而植物则正是生长和分布在 O_2 和 CO_2 丰富的对流层的近地面处。

对流层中形成的风、雪、霜、露、冰雹等自然现象，一方面调节了地球环境的水分平衡，有利于植物的生长发育，另一方面也给植物带来了破坏和损伤，如风灾、水灾、冰雹等对植物的破坏作用。

（二）水圈

地球表面 71% 的面积为海洋和江河所覆盖，加上地下水、气体水及雪山冰盖的固体水，构成了植物丰富的水分物质基础，形成了地球表面的水圈（hydrosphere）。据估计，全球有 15 亿 km^3 的水，其中海水占 97%，淡水仅占 3%。3% 的淡水中，有 3/4 是人类目前无法利用的固态水，如两极的冰川、高山上永久不化的冰川和积雪等，而在人类可以利用的 1/4 的淡水资源中又有许多遭受到了人类的污染，尤其是发展中国家和不发达国家，对水体的污染更为严重。因此，全球的淡水资源是十分贫乏的，我们应该珍惜和节约每一滴水。水是植物生长的命脉，水体中溶有的各种矿物营养和有机营养物质，包括水中的氧气和二氧化碳等都是植物生长发育所必需的物质基础。由于各地区水质的不同（海水、淡水、咸水等），环境中水分的多少也不一样（水生、中生和旱生环境等），从而为植物的生长发育和分布提供了丰富的生态环境条件。

（三）岩石圈和土壤圈

岩石圈和土壤圈（lithosphere and pedosphere）是指地球表面 30 ~40 km 厚的地壳层。它是组成生物体的各种化学元素的仓库。由于岩石的组成成分不同，风化后形成的土壤成分、结构、有机质含量等也就不同，从而为植物的生存创造了各种不同的土壤类型。土壤圈并不只是岩石圈的疏松表层，而是在生物体的参与下形成的。坚硬的岩石在物理分化和化学分化的作用下，逐渐破碎成细小的矿物颗粒，而死亡的动植物残体，在微生物的不断分解下，最后形成了腐殖质，腐殖质与无机风化物形成了复合体，增加了土壤肥力，给植物生长发育提供了良好的场所，所以土壤圈与植物之间的关系是十分密切的。

二、人工环境

植物生活的自然环境，现在已越来越受到人类的干扰和破坏。从南极到北极，几乎没有一个地方不受到人类活动的影响。原始的自然环境几乎已不复存在。因此，对人工环境的深入认识和研究，有助于我们为植物的生存提供特定的环境，以满足人类的生存需要，同时也可以模拟自然环境，为人类恢复自然环境提供理论

依据。

广义的人工环境包括所有的栽培植物,引种驯化,以及所有农作物需要的环境,人工经营管理的森林、草地、绿化造林,甚至自然保护区以内的一些控制、防护等措施,都属于人工环境的一个方面。

狭义的人工环境指的是人工控制下的植物环境,如美国科学家制造的模拟地球环境的‘地球一号村”、玻璃温室、薄膜生产等。像玻璃温室,使人们在冬季也能吃到新鲜的蔬菜、瓜果,观赏到美丽的鲜花;在干旱的中东地区,玻璃温室为他们生产出了鲜美的瓜果和蔬菜。薄膜生产在农业上可以防止夜间低温和霜害,提高土壤温度,促进幼苗生长发育,提前农业季节,是我国农业生产上普遍采用的技术。

三、生态因子的分类

在任何一种环境中,都包含着许多性质不同的生态因子,每一生态因子都会对植物起到主要的或次要的、有利的或有害的生态作用,而且这些生态作用在时间上和空间上都不是固定不变的。在不同的情况下,生态因子的作用也不相同。因此,在研究植物与环境之间的相互关系中,通常根据生态因子的性质,将其划分为下列5大类:

(一)气候因子 如光、温度、空气、水分等,这些因子对植物的形态、结构、生理、生长发育、生物量的积累以及地理分布都有不同的作用。有人将气候因子也称为地理因子,因为气候因子随着地理位置或海拔高度的改变而不同,如温度的纬度变化和降雨量的地理分布等均影响着植物的生活和分布。

(二)土壤因子 植物生长在土壤之上,因此,不同的土壤理化性质、土壤肥力等都会对生长在上面的植物产生不同的作用,所以,不同的土壤类型都有其相应的植被类型。

(三)生物因子 植物的生长发育除与无机的环境有密切关系外,还与动物、微生物,以及植物之间发生着密切的关系。动物可以为植物授粉,传播种子;植物之间的相互竞争、共生、寄生等关系以及土壤微生物的活动与植物根系的吸收都影响到植物的生长发育。

(四)地形因子 地形因子是间接因子,其本身对植物没有直接影响,但是地形的变化(如坡向、海拔高度、盆地、丘陵、平原等)可以影响到气候因子、土壤因子等的变化,进而影响到植物的生长。

(五)人为因子 人为因子是指人类在对植物资源的利用、改造和破坏过程中给植物带来的有利或有害影响。这是一类特殊的因子,因为人类对植物的作用是有意识的和有目的的,所以具有无限的支配力。

以上5大类因子都具有同等重要的作用。人为因子尽管作用很大,但是自然因子也有其强大的不可抗拒的巨大作用。如生物因子中的昆虫授粉作用,可使虫媒花植物在广阔的地域范围中传粉,开花,结实;又如风媒花植物是借助气候因子——风为动力来传授花粉的,世界上主要的粮食作物如小麦、水稻等都是靠风来传

粉的。可见自然因子威力之大，绝非人为因子所能代替。

第二节　植物对光因子的生态适应

太阳光对于植物来说是一个非常重要的生态因子，它是一切绿色植物生命活动的重要条件。由于光强、光质和光周期等随着时间和空间的不同而发生变化，所以，光对植物的生长，发育，生物量的生产和积累，以及植物的地理分布等方面都有十分深刻的影响。

众所周知，光是太阳辐射能以电磁波的形式投射到地球表面上的辐射线，地球表面不同地区不仅光的年辐射量不同（赤道处年辐射量为 8.37×10^5 J/cm^2，北极地带年辐射量为 2.93×10^5 J/cm^2），而且日照长短也表现出有规律的差异。通常光照强度随纬度增加而减弱，随海拔升高而增强，也随太阳高角度的增大而增大，太阳高角度达到 90°时最大，0°时最小。山体北坡由于阳光不能直接照射，所以其光照强度小于南坡，午前的最大辐射强度在东坡，午后的最大辐射在西坡。群落结构越复杂，层次越多，到达群落内部的光照强度也就越弱。正是由于光照强度和日照时间的长短在地球表面有着这样的分布规律，从而使长期生活在这种光环境下的植物形成了与之相适应的变化。

一、植物对不同光照强度的生态适应类型

根据植物对光照强度的适应不同，一般可将植物分为 3 大类：

（一）阳地植物

在强光环境中才能生育健壮，在荫蔽和弱光条件下生长发育不良的植物，称之为阳地植物（heliophytes）。它们生长需要全日照，并且在水分、温度等生态因子适合的情况下，不存在光照过强的问题。这类植物多生长在旷野、路边等地。如蒲公英、蓟、松、杉、麻栎、杨、柳、桦、槐等，此外，草原和沙漠植物也属于阳地植物。

（二）阴地植物

阴地植物（sciophytes）是指在较弱的光照条件下要比在强光下生长得好的植物。弱光是相对于阳地植物的光强而言，并不是光照强度越弱越好，如果光线太弱以至达不到阴地植物的光补偿点时，它们也不可能正常生长。通常阴地植物可以在全光照的 1/50 的情况下正常生长发育，它们最适的光合作用的光照强度低于全日照。阴地植物多生长在潮湿、背阴的地方或者生于密林内。如林下的蕨类植物、苔藓植物、连钱草，以及铁杉、红豆杉、人参、三七、半夏等（见表 16－1）。

（三）耐阴植物

耐阴植物（shade-enduring plant）是介于上述两类之间的植物。这类植物对光照强度具有较广的适应能力，但在全日照下生长最好。它们需要的最小光量约等于全光照的 1/15～1/6。一般耐阴性能强弱又以土壤营养条件、温度和水分状况

的不同而不同。如麦冬、玉竹、云杉、党参、金鸡纳等都是耐阴植物。

表 16-1 阴地植物与阳地植物叶的比较

	特 征	阳 叶	阴 叶
形态特征	枝叶	稀疏	茂盛
	叶片	较小	较大,薄
	角质层	发达	不发达
	气孔	较多	较少
	栅栏组织	发达	不发达
生理特征	细胞汁液浓度	+ +	+
	蒸腾作用	+ +	+
	CO_2 补偿点的光强度	高	低
	光合作用的光饱和点	高	低
	RvDP 羧化酶	+ + +	+
	以干重计的叶绿素	+	+ +
	可溶性蛋白(酶)	+ +	+

二、植物对不同日照长度的生态适应类型

根据植物开花所需要的日照长度的不同,可将植物分为 4 类。

(一) 长日照植物

长日照植物(long day plant,LDP)是指只有当日照长度超过它的临界日长时才能开花的植物。短暗期或连续照明条件能够促进它开花。光照时间愈长,开花愈早,如小麦、蚕豆、萝卜、菠菜、甜菜、胡萝卜等。

(二) 短日照植物

短日照植物(short day plant,SDP)是指只有当日照长度短于其临界日长时才能开花的植物。在一定范围内,暗期越长,开花越早。若暗期被中间打断,则植物也不能开花。短日照植物一般需要连续 14 h 以上的黑暗才能开花。在自然栽培条件下,通常在深秋与早春开花的植物多属此类,用人工方法缩短光照时间,可使这类植物提前开花,如烟草、大豆、水稻、粟、芝麻、大麻、菊和牵牛等植物。

(三) 中日照植物

中日照植物(day intermediate plant)花芽的形成需要中等日照的时间,如甘蔗要求在 12.5 h 的日照条件下才能开花。这类植物在日照时间过长或过短时,都不能形成花芽,因此,为了防止甘蔗开花,可以在夜间用强光的探照灯来间断甘蔗的暗期,打断它苛刻的 12.5 h 的日照规律,达到抑制甘蔗开花的目的。

(四) 日中性植物

日中性植物(day neutral plant)是指在长短不同的任何日照条件下都能开花的植物,也就是说这类植物对日照长短要求不严。如番茄、四季豆、黄瓜、辣椒等蔬菜,一年四季都可以生产(在北方,冬季可在温室中种植),它们就不受日照长度的影响。

对于长日性或短日性的原则，不能机械地将受日照 12 h 作为划分长日照或短日照的绝对界限。虽然各种植物有它最适合的光周期，但在一定日照长度范围内它们仍能形成花蕾。

光周期现象制约着野生植物或栽培植物的地理分布，尤其制约着高纬度地区栽培作物的分布极限，因为短日性植物大多数原产（或起源）于热带或亚热带，而长日性植物大多原产于温带和寒带。低纬度地区的日照长度在植物生长的夏季要短于高纬度地区。

第三节　植物对温度因子的生态适应

一定的温度是植物生命活动不可缺少的重要条件之一，任何植物的生活都有一个最适宜的温度范围，温度过高或过低都会抑制植物的生存，甚至造成植物死亡。地球上不同地区的温度是不同的，但是温度在地球表面的分布仍有一定的规律可循。通常温度随纬度增加而降低，纬度每增加一度，年平均温度大约降低 0.5 ℃，因此从赤道到北极可以划分为热带、亚热带、温带和寒带。温度也随海拔高度增加而降低，一般海拔每升高 100 m，温度下降 0.5 ~ 0.6 ℃，这就是为什么山底比山顶暖和的原因。但是在冬季，一些山脉由于地形原因，会形成逆温层，即随海拔升高，温度却升高，到一定海拔高度后，温度又随海拔高度升高而降低了。山体冬季逆温层的存在，为林果业的发展提供了便利的条件，使树木不至于在冬季冻死。

温度变化不仅在空间上具有一定的规律性，而且在时间上也有一定的变化规律。首先，由于太阳高度角的变化导致一年四季温度有明显的不同，冬季温度最低，夏季温度最高。其次，温度的昼夜变化也比较明显，一天中的最低温发生在将近日出的时候，日出以后，气温开始上升，在 13 ~ 14 时左右达到最高值，以后温度又开始下降，一直下降到日出前达到最低点。

由于温度能影响植物的生长发育，因而能制约植物的分布；另一方面由于植物长期生活在一定温度范围内，在生长发育的过程中，需要有一定的温度量和适应于一定的温度变幅，因此就形成了温度依赖性的植物生态类型。

不少陆地维管束植物能在较宽的温度范围内生活，即能适应较大的温度变幅，如松、桦和栎等能在 −5 ℃到 55 ℃温度范围内生活，这类植物可称之为广温植物（eurythurm），它们分布范围广，是广布种。还有一类植物只生活在很窄的温度范围内，不能适应温度的较大变动，这类植物可称为窄温植物（stenotherm）。窄温植物对温度要求严格，生活在特定的温度条件下，分布范围较窄，如生活在低温环境中的雪球藻和雪衣藻，这些植物只能在冰点温度范围内发育繁殖。窄温植物中的另一种类型是只能生活在高温的环境中，如某些蓝绿藻能生活在 70 ℃以上的温泉中；而喜高温的植物如椰子、可可等只分布在热带高温高湿地区。

凡是仅能在低温范围内生长发育的最怕高温的植物，称为低温窄温植物；仅能在高温条件下生长发育最怕低温的植物，称为高温窄温植物。关于广温植物、窄温

植物的生活强度与温度幅度的关系如图 16－1。

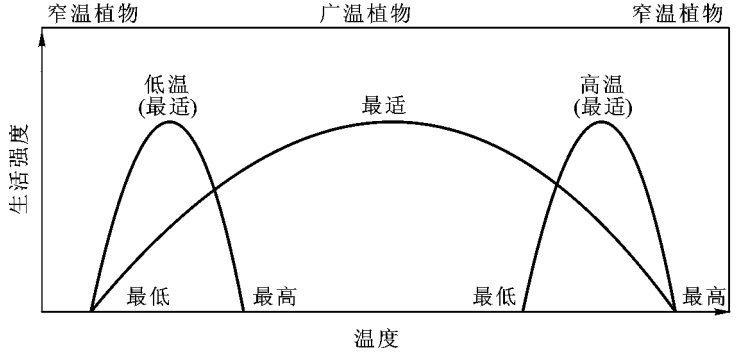


图 16－1 植物生活强度与温度变幅之间的关系

第四节 植物对水因子的生态适应

水是植物生活必需的物质，不同植物的含水量不是均匀和恒定不变的，即使在同一植株中，不同器官和不同组织的含水量也存在着巨大的差异。植物体中水分含量的变化对植物的生命活动有着深刻的影响。水可以通过质、量和持续时间三个方面的变化对植物起作用。质是指不同种类的水，如固态水（冰雹、雪等）、液态水（降雨）和气态水（大气湿度）；量是指降水量的多少和大气湿度的高低；持续时间是指干旱、降水、淹水等的持续天数。这三个方面的变化对植物的生长、发育和生理生化活动会产生重要的作用。

地球表面的降水量不仅因地区不同而异，还因季节不同有很大的差别。通常夏季降水量约占全年的一半左右，冬季降水量最少。降水的多少不仅能影响植物的生长发育，而且还能决定植物的地理分布。根据环境中水的多少和植物对水分的依赖程度，可以把植物划分为水生和陆生两大类。水体与陆地环境有很大差别，水体的主要特点是光弱，缺氧，密度大，黏性高，温度变化平缓，以及能溶解各种无机盐类，因此，水生植物和陆生植物有着本质的差别。

一、水生植物类型

生长在水中的植物统称为水生植物。水生植物的类型很多，根据其生长环境内水的深浅不同，可以划分为沉水植物、浮水植物和挺水植物。

（一）沉水植物

沉水植物（submerged plant），整个植物体沉没在水下，与大气完全隔绝的植物，如金鱼藻、黑藻等。沉水植物是典型的水生植物，表皮细胞没有角质层和蜡质层，能直接吸收水分、矿质营养和水中的气体，这些表皮细胞逐步取代根的机能，因

此根逐步退化甚至消失，如狸藻、金鱼藻等。沉水植物因适应水中氧的缺乏而形成了一整套的通气组织。

（二）浮水植物

叶片漂浮在水面的植物称为浮水植物（floating-leaved plant），如大藻（*Pistia*）、凤眼莲（*Eichhornia*）、荷花、菱角等。还可以把浮水植物划分为完全漂浮的和扎根的两类：完全漂浮的如槐叶萍属（*Salvinia*）、浮萍属（*Lemna*）、凤眼莲、无根萍（*Wolffia*）等；扎根的如睡莲属（*Nymphaea*）、萍蓬草属（*Nuphar*）、莼菜属（*Brasenia*）、眼子菜属（*Potamogeton*）等的某些种类。

（三）挺水植物

挺水植物（emerged plant）是茎叶大部分挺伸在水面以上的植物，如芦苇（*Phragmites*）、香蒲（*Typha*）、水葱等。挺水植物在外部形态上很像中生植物，但由于根部长期生活在水中，所以，有非常发达的通气组织。

二、陆生植物类型

在陆地上生长的植物统称为陆生植物，包括湿生植物、中生植物、旱生植物三大类。

（一）湿生植物

湿生植物（hygrophytes）是在潮湿环境中生长，不能忍受较长时间的水分不足，抗旱能力最小的陆生植物。根据环境的特点湿生植物还可以区分为阴性湿生植物和阳性湿生植物两个亚类。

阴性湿生植物是典型的湿生植物，主要分布在阴湿的森林下层，如热带雨林中的膜叶蕨等各种附生蕨类植物和附生兰科植物。阳性湿生植物生长在阳光充沛，土壤水分经常饱和的环境中，最典型的代表有水稻（*Oryza sativa*）、灯芯草（*Juncus effusus*）、半边莲（*Lobelia radicans*）、毛茛（*Ranunculus* spp.），以及泽泻等。

（二）中生植物

中生植物（mesophytes）生长在水湿条件适中的陆地上。中生植物的种类最多，分布最广，数量最大。中生植物生产率很高，保证其适合的营养条件，能获得高产。

（三）旱生植物

旱生植物（xeric plant）是在干旱环境中生长，能忍受较长时间干旱而仍能维持水分平衡和正常生长发育的一类植物。在干热的草原和荒漠地区，旱生植物的种类特别丰富。根据旱生植物的形态生理特征和抗旱方式，可以进一步区分为少浆液植物和多浆液植物。少浆液植物是一类含水较少的植物，这类植物在丧失 50% 的水分时仍不死亡。它适应干旱环境的第一个特点是尽量缩小叶面积以减少蒸腾量，如刺石竹（*Acanthophyllum pungens*）、麻黄等；第二个特点是根系发达，增加吸水量保证水分供应以维持水分平衡，如生长在沙滩地区的骆驼刺，地上部分只有几厘米而地下部分深达 15 m，而且在水平方向上扩展的范围也很大。多浆液植物的根、茎、叶薄壁组织逐渐转变为储水组织，储水能力愈强，储水量愈多，愈能在极强

干旱环境中生存。因多浆液植物本身储存有水分,环境中又有充沛的光照和温度条件,因此,在极端干旱的沙漠地区,能长成高大乔木。例如北美洲沙漠中的仙人掌树,高达 15 ~ 20 m,可储水 2 000 kg 以上;南美洲中部的瓶子树,树干最粗可达 4 人合围,可储水 4 000 kg 之多。属于多浆液植物的有仙人掌科、石蒜科、百合科、番杏科、大戟科等。多浆液植物的一个主要特点是面积对体积的比例很小,这样可以减少蒸腾表面积。

第五节 植物对土壤因子的生态适应

土壤是具有一定肥力,能够生长植物的地球陆地的疏松表层。它能供给植物以生活空间、矿质元素和水分,是生态系统中物质与能量交换的场所,同时土壤又是生态系统中的重要组成部分之一。

土壤的组成部分有矿物质、有机质、土壤水分和土壤空气。土壤的这 4 种组成成分,都有它的理化性质,其质和量都是不同的。4 种组成成分的容积百分数加起来是 100%。通常将大小不等的矿物质颗粒(如粗砂、细砂、粉砂、黏粒等)称为土壤机械成分。机械成分的组合百分比称为土壤的机械组成,或称为土壤质地,也就是一种土壤中各种大小不等土粒含量的比例和这种土壤表现出来的粗细性。机械成分约占土壤全部重量的 85% 以上,是土壤组成的骨干。

一、土壤质地类型

在土壤研究中,常按照土壤质地来进行土壤分类,一般可把土壤质地区分为 3 类:

黏土类 土壤的颗粒组成以黏粒和粉砂较多,质地黏重,结构致密,孔隙细微,通气透水性能差。

壤土类 土壤质地较均匀,是砂粒、粉粒和粉砂大致等量的混合物,物理性质良好(既不太黏,也不太松),通气透水,有一定的保水保肥能力,是较好的土壤质地,宜于农业耕种。

砂土类 土壤颗粒组成较粗,含砂粒多,黏粒少。土壤疏松,黏结性小,大孔隙多,通气透水性能强,但蓄水性能差,易干旱,且因有机质分解快,养料易流失,保肥性能也差。

二、土壤的化学性质与植物的关系

土壤的 pH 可以直接影响植物的生长,也可以影响土壤矿物质盐类的溶解度,同时 pH 不同也直接影响土壤微生物的活动。

通常根据植物对 pH 的要求,可把植物分为 3 类:

酸性土植物(oxylophyte plant)：指只能生长在酸性或强酸性土壤上的植物，它们在碱性或钙质土上不能生长或生长不良，如水藓、石松、茶树、油茶等。

碱性土植物(alkali plant)：土壤 pH 大于 7.5。这类植物喜碱性环境，如大多数草原和荒漠植物就是属于碱性土植物。

中性土植物(neutral soil plant)：当土壤 pH 为中性(pH 为 6.5～7.5)时，土壤结构良好，微生物活动性也好，肥力高。栽培植物多为中性土植物。

还有一类植物较为特殊，即盐碱土植物。所谓盐碱土植物是指可在盐碱土上生长的植物。盐碱土大多分布在我国内陆干旱和半干旱地区以及海滨地带。因所在地地面蒸发大，排水不良，或因地下水位高，或受海潮影响而形成盐渍化。

通常根据植物对过量盐类的适应特点不同，可将植物分为 3 类：

聚盐性植物：这类植物能适应在盐渍化土壤上生长，能从土壤里吸收大量可溶性盐类并把这些盐类积聚在体内而本身不受害，这些植物有时也称为真盐生植物，如碱蓬、盐爪爪、盐角草。

沁盐性植物：这类植物将可溶性盐类吸收进体内，但这些盐分并不积累在体内，而是通过茎叶表面的分泌作用排出体外，有时也称这些植物为耐盐植物，如柽柳、补血草、芦苇、红柳等。

不透盐性植物：这类植物一般只生长在盐渍化程度较轻的土壤上，它们的根细胞对盐的透性非常小，所以它们虽然生长在轻度盐碱土上，但却几乎不吸收或很少吸收土壤中的盐类，这些植物有时也称为抗盐植物，如盐地紫苑、盐地凤毛菊、田菁等。

盐碱土植物在形态上往往矮小、干瘦，叶子退化或无叶，有的肉质变红，有特殊贮水细胞，气孔下陷，面积减少，具有白色绒毛。

第六节　植物种群与环境

种群(population)是指占据某一地区的某个种的个体总和。同一种群内的个体能自由授粉，繁殖，所以种群是占据特定空间的，具有潜在杂交能力的同一种生物的个体群。种群是一个具有自己独立特征、结构和机能的整体，其整体性能是种群中的每个个体所不具有的。每一个种群都有其数量大小、数量动态、年龄结构、空间分布格局、种群内个体间及种群间的相互关系和依环境变化而调节其自身密度的自我调节能力的特性等。

一、种群的年龄结构

种群的年龄结构是指种群内各个个体的年龄分布的状况，一般可以分为 3 种类型。

（一）增长型种群

增长型种群（increasing population）指年龄结构以幼年个体含有最大百分数，老年个体数量少，幼中年个体除补充死去的老年个体外还有剩余，因此这类种群的数量是呈上升趋势。

（二）稳定型种群

稳定型种群（stable population）指其各个年龄级的个体数的分布比较均匀，每一年龄级进入上一级的个体与下一个年龄级进入该级的个体数大致接近（幼年、中年的个体数比老年略多些），所以种群的大小趋于稳定。

（三）衰退型种群

衰退型种群（declining population）与增长型种群相反，老年个体数很大，幼年个体数很少，大多数个体已过了生殖年龄，种群的数量趋于减少。

二、种群的分布格局

种群的分布格局是指种群内个体的空间分布方式或配置特点，通常有三种类型。

（一）随机分布

随机分布（random dispersion）指个体分布完全和机率相符合，每个个体的出现都有同等的机会。这种分布在自然界中不常见。只有在环境因素对于很多个体的作用都差不多时，或某一主要因素呈随机分布时，才会引起种群的随机分布；在条件比较一致的环境里，也常会出现随机分布；用种子繁殖的植物，在初入侵一个新的地点时，也常呈随机分布。

（二）均匀分布或规则分布

均匀分布或规则分布（uniform or regular dispersion）是指种群内的各个个体之间保持一定的均匀的距离。当有机体能够占有的空间比其所需要的空间大时，则在其分布上受到的阻碍较小，这样就使种群中的个体常呈均匀分布。在自然情况下，均匀分布最为罕见。但由于以下 5 种原因，常会引起植物种群的均匀分布：病虫害，种内竞争，优势种呈均匀分布而使其伴生植物也呈均匀分布，地形或土壤物理性状（如土壤水分）的均匀分布和自毒（autotoxin）现象。

（三）团块分布或聚群分布

团块分布或聚群分布（aggregated dispersion）指种群内个体分布不均匀，形成许多密集的团块。在自然情况下，大多数植物种群常呈团块分布。团块分布常由于以下原因而导致：土壤不均匀，种群繁殖的特性和种子的传播方式，以及植物分泌物的影响等。

三、种群的数量变化规律

种群的数量变化规律除与环境的最大负荷量有密切关系外，还与该种群的生

长率和死亡率的高低密切相关(图 16-2)。若环境资源无限时,即在实验室条件下,单种种群的数量增长为指数增长;而在环境资源有限时,单种种群的数量增长符合逻辑斯蒂曲线增长,即种群在开始增长时,随着时间的增加而迅速增长,当种群数量增加到一定程度时,也就是当种群个体的数目接近于环境所能支持的最大容量时,种群将不再增加并保持在该值左右。

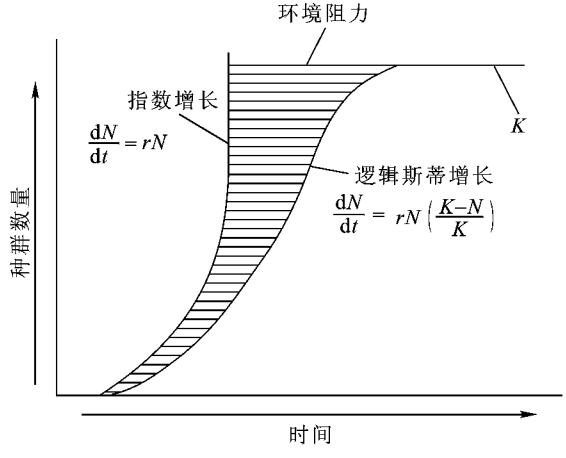


图 16-2　种群数量增长的'J'曲线和'S'曲线

四、种群的遗传与进化

植物个体的基因型和表现型与环境之间有着密切的关系。表现型(phenotype)是指个体呈现的外部形态,是环境作用与基因型(genotype)即个体的遗传性的总产物。从受精开始,基因型就一直受到环境(如细胞、组织和生化反应等内部环境,以及温度、湿度和光照等外部条件)的影响。我们能够看到的只是受到环境综合影响过的基因型的表现结果,即表现型,所以植物在表现型方面的差异来源于个体的基因型和环境因子。然而,一定的基因型在某一环境里可能支持着一组性状,呈现出一种表现型,而在另一环境里则呈现出另一种表现型。可见,一个物种的基因型表现出来的性状是随着环境条件的变化而变化的。

同种植物的不同个体群分布和生长在不同的环境里。由于长期受到环境条件的影响,在植物的生态适应过程中,就发生了不同个体群之间的变异和分化,形成了一些在生态学上互有差异的、异地性的个体群,它们具有稳定的形态、生理和生态特征,并且这些变异在遗传性上被固定下来,这样就在一个种内分化成为不同的个体群类型。这些不同的个体群,瑞典学者杜尔松(Turesson)称其为生态型(ecotype)。生态型这个概念是杜尔松在 1922 年首先提出来的,他指出,生态型是'一个种对某一特定生境发生基因型反应的产物'。一般来说,生态型的分化与种的地理分布幅度呈正相关。凡是生态分布区域很广的种类,即生态幅很广的种类,所产生的生态型也越多,反之亦然。生态型的形成可以由气候因素、地理因素等引

起。通常根据形成生态型的主导因子,可以将生态型分为气候生态型、土壤生态型和生物生态型。气候生态型主要是由于长期受气候因子的影响形成的,如南方的生态型一般表现为短日照类型,北方的生态类型则表现为长日照型。此外温度周期、低温春化和海洋性与大陆性气候等也可以产生不同的生态型。土壤生态型主要是长期在不同土壤条件的作用下分化形成的,如生长在河滩上和碎石堆上的牧草鸭茅就表现出不同的形态特征,河滩上的鸭茅生长旺盛,高大,叶肥厚,颜色绿和产量高,而碎石堆上的鸭茅植物矮小,叶小,色淡和产量低。生物生态型是在生物因子的作用下形成的,如生长在水稻田里的稗子和生长在旷野地里的稗子其发育节律是不同的,水稻田里稗子的发育节律基本上与水稻同步,形态也与水稻相似,这是为了能够生存下去,否则农民就会很容易地锄去它们。

第七节 植物群落与环境

植物群落(plant community)是指在一定时间内居住于一定生境中的各种群所组成的生物系统。在自然界中,任何一个植物群落总是由一定数量的植物种类组成的,种类成分是形成群落的物质基础。植物种在群落中的分布不是杂乱无章而是有序的,这是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互作用,相互制约而形成的。

一、植物群落的结构

(一) 垂直结构

植物群落结构的基本特征之一就是它的成层性,成层现象不仅表现在地上而且也表现在地下。通常热带雨林群落的结构最为复杂,其乔木层和灌林层都可各分为 2 ~ 3 个层次。相比之下寒带针叶林群落的结构就比较简单,只有 1 个乔木层,1 个灌木层,1 个草本层。草本植物群落的结构就更为简单了。对群落地下分层的研究,一般多在草本植物间进行,主要是研究植物根系分布的深度和幅度。一般采用形态法和重量法。形态法是指挖掘一定深度的土坑,然后把土坑壁暴露出来的根系按比例描绘在方格纸上。重量法是指在土坑壁上切出一 20 cm × 10 cm × 5 cm(长 × 宽 × 厚)的砖形土块,然后从地表开始至 35 cm 处各切一块,再在 40 ~ 45 cm,60 ~ 65 cm 和 90 ~ 95 cm 处各切一块,总共 10 块,将每一土块中的所有根系洗出,分别称量粗根、中根和细根,最后根据这些数据制成地下部分分布图。

成层现象是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互竞争和相互选择的结果,它不仅缓解了植物之间争夺阳光、空间(地上成层)、水分和矿质营养(地下成层)的矛盾,而且由于植物在空间上的成层排列,扩大了植物利用环境的范围,提高了同化功能的强度和效率。成层现象愈复杂,即群落结构愈复杂,植物对生态环境的利用愈充分,提供的有机物质也就愈多。群落结构的复杂程度是对生态环境

的一种良好的指示，通常生态条件越优越，群落结构就越复杂，而在极端的生态条件下，群落结构则简单，如极地的苔原群落就十分简单。

（二）水平结构

植物群落的结构特征，不仅表现在垂直方向上，而且也表现在水平方向上。植物群落水平结构的主要特征就是它的镶嵌性。导致镶嵌性出现的原因是植物个体在水平方向上的分布不均匀，而分布的不均匀性又受到植物种的生物学特性、种间的相互关系以及群落环境的差异等因素制约。如一个种在某个群落成单茎生长，但在另一个群落中又可能成丛、成堆或成斑块生长。林冠下光照的不均匀性，对林下植物的分布就有很大的影响。在光照强的地方，生长着较多的阳地植物（如在郁闭林冠中的林窗处，情况就是这样），而在光照强度弱的地方，只生长着少量的耐阴植物（如郁闭的热带雨林下的草本植物）。总之，群落环境的异质性越高，群落的水平结构就越复杂。群落的水平结构就如同在一个绿色的地毯上镶嵌了许多五颜六色的宝石一样，绿色的地毯就是某一植物群落类型，而五颜六色的宝石就是由不同生态因子形成的不同的小群落，正是它们构成了植物群落的水平结构。

（三）时间结构——周期性和群落季相

如果说植物种类组成在空间上的配置构成了群落的垂直结构和水平结构的话，那么不同植物种类的生命活动在时间上的差异，就导致了结构部分在时间上的相互更替，形成了时间结构。在某一时期，某些植物种类在群落生命活动中起主要作用，而在另一时期，则是另一些植物种类在群落生命活动中起主要作用。如早春开花的植物，在早春来临时开始萌发，开花，结实，到了夏季其生活周期即已结束，而另外一些植物种类则正达到生命活动的高峰。所以在一个复杂的群落中，植物生长、发育的异时性会很明显地反映在群落结构的变化上。因此，周期性就是植物群落在不同季节和不同年份内其外貌按一定顺序变化的过程，是植物群落特征的另一种表现。植物群落的外貌在不同的季节是不同的，故把群落季节性的外貌称之为季相。如北方的落叶阔叶林，在春季开始抽出新叶，夏季形成茂密的绿色林冠，秋季树叶一片枯黄，到了冬季则树叶全部落地，呈现出了明显的四个季相。

二、植物群落的演替

任何一个植物群落都不会静止不变，而是随着时间的进程，处于不断的变化和发展之中，植物群落的演替（succession）是指在植物群落发展变化过程中，由低级到高级，由简单到复杂，一个阶段接着一个阶段，一个群落代替另一个群落的自然演变现象。

植物群落的形成，可以从裸露的地面上开始，也可以从已有的另一个群落中开始。但是任何一个群落在其形成过程中，至少要有植物的传播、植物的定居和植物之间的‘ 竞争 ’这样 3 个方面的条件和作用。为了使问题的阐述较为清晰，这里主要介绍从裸地上开始的群落形成过程。

没有植物生长的地段即为裸地（或称荒原）。裸地的存在是群落形成的最初

条件和场所之一。通常裸地可以分为两类:原生裸地和次生裸地。原生裸地是指从来没有植物覆盖的地面,或者是原来存在过植被,但被彻底消灭了(包括原有植被下的土壤)的地段,如冰川的移动形成的裸地等。次生裸地是指原有植被虽已不存在,但原有植被下的土壤条件基本保留,甚至还有曾经生长在此的种子或其他繁殖体的地段。如森林砍伐、火烧形成的裸地等等。一般将发生在原生裸地上的演替称为原生演替,发生在次生裸地上的演替称为次生演替。

通常对原生演替系列的描述都是选用从岩石表面开始的旱生演替和从湖底开始的水生演替,这是因为岩石表面和湖底代表了两类极端类型:一个极干,一个又多水。在这样的生境上开始的群落演替,在其早期阶段的群落中,植物生活型的组成几乎到处都是一样的,因此,可以把它们看作为一个模式来加以描叙。

(一) 水生演替系列

在一般的淡水湖泊中,只有在水深 5 ~ 7 m 以内的湖底,才有较大型的水生植物生长,而在水深超过 5 ~ 7 m 时,便是水底的原生裸地了。因此根据淡水湖泊中湖底的深浅变化,其水生演替系列(hydrosere)将有以下的演替阶段。

1. 自由漂浮植物阶段

此阶段中,植物是漂浮生长的,其死亡残体将增加湖底有机质的聚积,同时湖岸雨水冲刷而带来的矿物质微粒的沉积也逐渐使湖底升高。这类漂浮的植物有浮萍、满江红,以及一些藻类植物等。

2. 沉水植物阶段

在水深 5 ~ 7 m 处,湖底裸地上最先出现的先锋植物是轮藻属(*Chara*)的植物。轮藻属植物的生物量相对较大,使湖底有机质积累较快,自然也就使湖底的抬升作用加快了。当水深至 2 ~ 4 m 时,金鱼藻(*Ceratophyllum*)、眼子菜(*Potamogeton*)、黑藻(*Hydrilla*)、茨藻(*Najas*)等高等水生植物开始大量出现,这些植物生长繁殖能力更强,垫高湖底的作用也就更强了。

3. 浮叶根生植物阶段

随着湖底的日益升高,浮叶根生植物开始出现,如莲(*Nelumbo*)、睡莲等。这些植物一方面由于其自身生物量较大,残体对进一步抬升湖底有很大的作用;另一方面由于这些植物的叶片漂浮在水面,当它们密集在水面上时,就使得水下光照条件变差,不利于水下沉水植物的生长,迫使沉水植物向较深的湖底转移,这样又起到了抬升湖底的作用。

4. 直立水生阶段

浮叶根生植物使湖底大大抬升,为直立水生植物的出现创造了良好的条件,最终直立水生植物取代了浮叶根生植物,如芦苇、香蒲、泽泻等。这些植物的根茎极为茂密,常纠缠绞织在一起,使湖底迅速抬高,而且有的地方甚至可以形成一些浮岛。原来被水淹没的土地开始露出水面与大气接触,生境开始具有陆生植物的特点。

5. 湿生草本植物阶段

刚从湖中抬升出来的地面,不仅含有丰富的有机质而且还含有近于饱和的土壤水分。喜湿生的沼泽植物开始定居在这种生境上,如莎草科和禾本科中的一些

湿生性种类。若此地带气候干旱，则这个阶段不会持续太长，很快旱生草类将随着生境中水分的大量丧失而取代湿生草类。若该地区适于森林的发展，则该群落将会继续向森林方向进行演替。

6. 木本植物阶段

在湿生草本植物群落中，最先出现的木本植物是灌木，而后随着树木的侵入，便逐渐形成了森林，其湿生生境也最终改变成中生生境。

由此看来，水生演替系列就是湖泊填平的过程。这个过程是从湖泊的周围向湖泊的中央发生的，因此，比较容易观察到，在从湖岸到湖心的不同距离处，分布着演替系列中不同阶段的群落环带，每一带都为次一带的“进攻”准备了土壤条件。

（二）旱生演替系列

旱生演替系列（xerosere）是从环境条件极端恶劣的岩石表面或砂地上开始的，包括以下几个演替阶段。

1. 地衣植物群落阶段

岩石表面无土壤，光照强，温度变化大，贫瘠而干燥。在这样的环境条件下，最先出现的是地衣，而且是壳状地衣。地衣分泌的有机酸腐蚀了坚硬的岩石表面，再加之物理和化学风化作用，坚硬的岩石表面出现了一些小颗粒，在地衣残体的作用下，该细小颗粒有了有机的成分。其后，叶状地衣和枝状地衣继续作用于岩石表层，使岩石表层更加松软，岩石碎粒中有机质也逐渐增多。此时，地衣植物群落创造的较好的环境，反而不再适合它本身的生存了，但却为较高等的植物类群创造了生存条件。

2. 苔藓植物阶段

在地衣群落发展的后期，开始出现了苔藓植物。苔藓植物与地衣相似，能够忍受极端干旱的环境。苔藓植物的残体比地衣大得多，苔藓的生长可以积累更多的腐殖质，同时对岩石表面的改造作用更加强烈。岩石颗粒变得更细小，松软层更厚，为土壤的发育和形成创造了更好的条件。

3. 草本植物群落阶段

群落演替继续向前发展，一些耐旱的植物种类开始侵入，如禾本科、菊科、蔷薇科等科中的一些植物。种子植物对环境的改造作用更加强烈，小气候和土壤条件更有利于植物的生长。若气候允许，该演替系列可以向木本群落方向进行。

4. 灌木群落阶段

草本群落发展到一定程度时，一些喜阳的灌木开始出现，它们常与高草混生，形成“高草灌木群落”，其后灌木数量大量增加，成为以灌木为优势的群落。

5. 乔木群落阶段

灌木群落发展到一定时期，为乔木的生存提供了良好的环境，喜阳的树木开始增多，随着时间的推移，就逐渐形成了森林，最后形成与当地大气候相适应的乔木群落，形成了地带性植被即顶极群落。

应该指出的是在旱生演替系列中，地衣和苔藓植物阶段所需时间最长，草本植物群落到灌木阶段所需时间较短，而到了森林阶段，其演替的速度又开始放慢了。

由此可以看出,旱生系列演替就是植物长满裸地的过程,是群落中各种群之间相互关系的形成过程,也是群落环境的形成过程。只有在各种矛盾都达到统一时,才能从一个裸地形成一个稳定的群落,到达与该地区环境相适应的顶极群落。

在植物群落的形成过程中,土壤的发育和形成与植物的进化是协同发展的。不能说先有土壤,后有植物的进化,或先有植物的进化才有土壤的形成,二者协同发展。土壤由岩石到土壤母岩,最后发育为土壤,植物则从低等类群进化到高等类群。

对于顶极植物群落,即演替的最终阶段,有两种理论:其一是单元顶极(single complex)演替理论,认为一个气候区内只有一个气候顶极,只要给予充分长的时间,所有的植被类型都可以演替为同一植被类型;其二是多元演替理论,认为一个气候区内,除了气候顶极外,还应该有其他的顶极群落,只要一个群落处于稳定状态,不再向前发展了,就可以认为是一个顶极,这样在一个气候区内,就可以出现火顶极、土壤顶极等,它们是火灾后形成的稳定群落和不同土壤类型下的稳定群落。

第八节 世界和中国植被的重要类型

覆盖一个地区的植物群落的总体称为这个地区的植被(vegetation)。地球表面的任何地区都生长着许多植物(个别地区除外),它们形成各种群落,如森林、草原、荒漠、冻原、草甸、沼泽群落等等。它们的总和就称作该地区的植被。覆盖整个地球表面的植物群落,则称为地球植被。一个地区出现什么植被,主要决定于该地区的气候和土壤条件,但从全球看,气候条件的影响更为重要。地球植被分布的模式,基本上是由气候,特别是水热组合状况决定的。每种气候下都有它特有的植被类型。

一、热带雨林

什么是热带雨林(tropical rain forest)?一般认为热带雨林是指耐阴、喜雨、喜高温、结构层次不明显、层外植物丰富的乔木植物群落。

热带雨林主要分布于赤道南北纬 5°~10°以内的热带气候地区。这里全年高温多雨,无明显的季节区别,年平均温度 25~30℃,最冷月的平均温度也在 18℃以上,极端最高温度多数在 36℃以下。年降水量通常超过 2 000 mm,有的竟达 6 000 mm,全年雨量分配均匀,常年湿润,空气相对湿度 90% 以上。

(一) 热带雨林的特点

热带雨林在外貌结构上具有很多独特的特点:

1. 种类组成特别丰富,大部分都是高大乔木。如菲律宾雨林一个地区,每 1 000 m^2面积约有 800 株高达 3 m 以上的树木,分属于 120 个种。热带雨林中植物生长十分密集,在巴西,曾记录到每平方米至少有一株树木。所以雨林也有‘热

带密林”之称。

2. 群落结构复杂，树冠不齐，分层不明显。

3. 藤本植物及附生植物极丰富，在阴暗的林下地表草本层并不茂密，在明亮地带草本较茂盛。

4. 树干高大挺直，分枝小，树皮光滑，常具板状根和支柱根。

5. 茎花现象（即花生在无叶木质茎上）很常见。关于茎花现象的产生有两种说法，其一认为这是一种原始的性状，说明了热带雨林乔木植物的古老性；其二认为这是对昆虫授粉的一种适应，因为乔木太高，虫蝶飞不到几十米甚至上百米的高空中去授粉。所以花开在较低的茎上。

6. 寄生植物很普遍，高等有花的寄生植物常发育于乔木的根茎上，如苏门答腊雨林中有一种高等寄生植物，称大花草（*Rafflesia arnoldi*）就寄生在青紫葛属（*Cissus*）的根上，它无茎、无根、无叶，只有直径达 1 m 的大花，具臭味，是世界上最大最奇特的一种花。

7. 热带雨林的植物终年生长发育：由于它们没有共同的休眠期，所以一年到头都有植物开花结果。森林常绿不是因为叶子永不脱落，而是因为不同植物种落叶时间不同，即使同一植物落叶时间也可能不同，因此，一年四季都有植物在长叶与落叶，开花与结果，景观呈现出常绿色。

（二）世界热带雨林的分布

热带雨林除欧洲外，其他各洲均有分布，而且在外貌结构上也都颇为相似，但在种类组成上不同。理查斯（P W Richards，1952）将世界上的热带雨林分成三大群系类型，即印度马来雨林群系、非洲雨林群系和美洲雨林群系。

1. 印度马来雨林群系：包括亚洲和大洋洲所有热带雨林。由于大洋洲的雨林面积较小，而东南亚却占有大面积的雨林。因此，又可称为亚洲的雨林群系。亚洲雨林主要分布在菲律宾群岛、马来半岛、中南半岛的东西两岸，恒河和布拉马普特拉河下游，斯里兰卡南部以及我国的南部等地。其特点是以龙脑香科为优势，缺乏具有美丽大型花的植物和特别高大的棕榈科植物，但具有高大的木本真蕨桫椤属（*Alsophila*）以及著名的白藤属（*Calamus*）和兰科附生植物。

2. 非洲雨林群系：面积不大，约为 60 万 km^2 主要分布在刚果盆地。在赤道以南分布到马达加斯加岛的东岸及其他岛屿。

非洲雨林的种类较贫乏，但有大量的特有种。棕榈科植物尤其引人注意，如棕榈、油椰子等，咖啡属种类很多（全世界具有 35 种，非洲占 20 种）。然而在西非却以楝科为优势，豆科植物也占有一定的优势。

3. 美洲雨林群系：该群系面积最大，为 300 万 km^2 以上，以亚马逊河河流为中心，向西扩展到安达斯山的低麓，向东止于圭亚那，向南达玻利维亚和巴拉圭，向北则到墨西哥南部及安的列斯群岛。这里豆科植物是优势科，藤本植物和附生植物特别多，凤梨科、仙人掌科、天南星科和棕榈科植物也十分丰富。经济作物三叶橡胶（*Hevea brasiliensis*）、可可树、椰子属植物等均原产于这里。同时这里还生长特有的王莲（*Victoria amazonica*），其叶子直径可达 1.5 m。

（三）我国的热带雨林

我国的热带雨林主要分布在台湾省南部、海南省、云南南部河口和西双版纳地区，在西藏墨脱县境内也有分布。但以云南西双版纳和海南岛最为典型。占优势的乔木树种是：桑科的见血封喉（*Antiaris toxicaria*）、高山榕（*Ficus altissima*）、聚果榕（*Ficus racemosa*）、波罗蜜（*Artocarpus* spp.）、无患子科的番龙眼以及番荔枝科、肉豆蔻科、橄榄科和棕榈科的一些植物等。

但是由于我国雨林是世界雨林分布的最北边缘，因此，林中附生植物较少，龙脑香科的种类和个体数量不如东南亚典型雨林多，小型叶的比例较大，一年中有一个短暂而集中的换叶期，表现出一定程度上的季节变化。

热带雨林孕育着丰富的生物资源，但世界上热带雨林却遭到了前所未有的破坏，热带地区高温多雨，有机质分解快，生物循环强烈，植被一旦被破坏后，极易引起水土流失，导致环境退化。因此，保护热带雨林是当前全世界最为关心的问题。

二、亚热带常绿阔叶林

常绿阔叶林都发育在湿润的亚热带气候地带。亚热带常绿阔叶林（subtropical evergreen broad-leaved forest）主要由樟科、壳斗科、山茶科、金缕梅科等科的常绿阔叶林树组成。其建群种和优势种的叶子相当大，呈椭圆形且革质、表面有厚蜡质层，具光泽，没有茸毛，叶面向着太阳光，能反射光线，所以这类森林又称为“照叶林”。林内最上层的乔木树种，枝端形成的冬芽有芽鳞保护，而林下的植物，由于气候条件较湿润，所以形成的芽无芽鳞保护。其林相比较整齐，树冠呈微波起浮状，外貌呈暗绿色。群落的季相变化远不如落叶阔叶林明显。林内没有板状根植物，也没有茎花现象的植物；藤本植物不多，种类亦少；附生植物亦大为减少。

常绿阔叶林分布于亚热带地区的大陆东岸，南北美洲、非洲、大洋洲均有分布，但分布的面积都不大。在亚洲除朝鲜、日本有少量分布外，以我国分布的面积最大。

美洲的常绿阔叶林主要分布于北美的佛罗里达和南美的智利和巴塔哥尼亚等地。北美的主要树种为各种栎类（*Quercus*）、美洲山毛榉（*Fagus americana*）、荷花玉兰（*Magnolia grandiflora*）等。南美的主要乔木有蔷薇科的假山毛榉等。

非洲的常绿阔叶林见于西岸大西洋中的加那列群岛和马德拉群岛。加那列群岛上的常绿阔叶林是这种森林的典型例子，主要乔木树种有加那列月桂树（*Laurus canariensis*）和印度鳄梨（*Persea indica*），林下灌木中有很多具革质叶的常绿灌木，真蕨类和苔藓非常繁盛。

大洋洲澳大利亚的常绿阔叶林分布于大陆东岸的昆士兰、新南威尔士、维多利亚直到塔斯马尼亚。主要成分是各种桉树（*Eucalyptus*）、假山毛榉（*Nothofagus cunninghami*）和树蕨类等。林下木本的菊科植物很丰富，也有金合欢属等。草本层以各类蕨类植物最普遍。

我国的亚热带常绿阔叶林是世界上分布面积最大的。从秦岭、淮河以南一直分布到广东、广西中部，东至黄海和东海海岸，西达青藏高原东缘。本区东部和中

部的大部分地区受太平洋季风的影响，西南部的部分地区又受到印度洋季风的影响，加之纬度偏南，所以气候温暖湿润。

我国的常绿阔叶林主要由壳斗科的栲（*Castanopsis*）、青冈（*Cyclobalanopsis*），樟科的樟、润楠（*Machilus*），山茶科的木荷（*Schima*）等属的常绿乔木组成，还有木兰科、金缕梅科的一些种类。

由于我国亚热带常绿阔叶林区域面积广大，从北纬 23°跨越到北纬 34°，南北气候差异明显。因此各地群落的组成和结构有一定差异。北部常绿阔叶林的乔木层中常含有较多的落叶成分，仅林下层以常绿灌木占优势；而偏南地区的常绿阔叶林往往又具有一些热带季雨林和雨林的特征。

我国目前原始的常绿阔叶林保存很少，常绿林大多已被砍伐，而为人工或半天然的针叶林所替代。此外，竹林也是我国东部地区一种十分重要的植被类型。

三、夏绿阔叶林

由夏季长叶冬季落叶的乔木组成的森林称为夏绿阔叶林（summer green broad-leaved forest）或落叶阔叶林。它是在温带海洋性气候条件下形成的地带性植被。夏绿阔叶林主要分布在西欧，并向东伸延到苏联欧洲部分的东部。在我国主要分布在东北和华北地区。此外，日本北部、朝鲜、北美洲的东部和南美洲的一些地区也有分布。

夏绿阔叶林分布区的气候是四季分明，夏季炎热多雨，冬季寒冷。年降水量为 500 ~ 1 000 mm，而且降水多集中在夏季。

夏绿阔叶林主要由杨柳科、桦木科、壳斗科等的植物组成。其叶无革质硬叶现象，一般也无茸毛，呈鲜绿色。冬季完全落叶，春季抽出新叶，夏季形成郁闭林冠，秋季叶片枯黄，因此，夏绿阔叶林的季相变化十分显著。树干常有很厚的皮层保护，芽有坚实的芽鳞保护。群落结构较为清晰，通常可以分为乔木层、灌木层和草本层三个层次。乔木层一般只有一层或二层，由一种或几种树木组成。林冠形成一个绿色的波状起伏的曲面。草本层的季节变化十分明显，这是因为不同的草本植物的生长期和开花期不同所致。夏绿阔叶林的乔木大多是风媒花植物，花色不美观，只有少数植物进行虫媒传粉。林中藤本植物不发达，几乎不存在有花的附生植物，其附生植物基本上都属于苔藓和地衣。

我国的夏绿阔叶林主要分布在华北和东北南部一带。由于长期经济活动的影响，已基本上无原始林的分布。根据现有次生林情况看，各地夏绿林以栎属落叶树种为主，如辽东栎、蒙古栎、栓皮栎等以及其他落叶树种，如椴属、槭属、桦属、杨属等植物。

夏绿林的植物资源非常丰富，各种温带水果品质很好，如梨、苹果、桃、李、胡桃、柿、栗、枣等。

四、针叶林

针叶林(coniferous forest)是寒温带地带性植被。主要分布在欧洲大陆北部和北美洲,在地球上构成一条巍巍壮观的针叶林带。此带的北方界线就是整个森林带的最北界线。也就是跨越此带再往北,则再无森林的分布了。针叶林的气候特点比夏绿阔叶林更具有大陆性,即夏季温凉、冬季严寒。七月平均气温为 10 ~ 19 ℃,一月平均气温为 −20 ~ −50 ℃,年降雨量约 300 ~ 600 mm,其中降水多集中在夏季。

针叶林又称泰加林(taiga),最明显的特征之一就是外貌十分独特。易与其他森林相区别。通常由云杉属(*Picea*)和冷杉属(*Abies*)树种组成的针叶林,其树冠为圆锥形和尖塔形;而由松属(*Pinus*)组成的针叶林,其树冠为近圆形,落叶松属(*Larix*)形成的森林,它的树冠为塔形且稀疏。云杉和冷杉是较耐阴的树种,因其形成的森林郁闭度高,林下阴暗,因此又称它们为阴暗针叶林。松林和落叶松较喜阳,林冠郁闭度低,林下较明亮,所以又把由落叶松属和松属植物组成的针叶林称为明亮针叶林。

针叶林另一个特征就是其群落结构十分简单,可分为乔木层、灌木层、草本层和苔藓层四个层次。乔木层常由单一或两个树种构成。林下常有一个灌木层,一个草本层和一个苔藓层。

针叶林在我国主要分布于东北地区和西南高山峡谷地区,西北地区也有分布。如大小兴安岭、长白山、祁连山、天山和阿尔泰山等。大兴安岭主要由落叶松(*Larix gmelinii*)形成了浩瀚的林海。小兴安岭以冷杉、云杉和红松组成。

而阿尔泰山山脉主要由西伯利亚落叶松(*Larix sibirica*)构成,此外还有少量的云杉属和冷杉属的树种。

这些针叶林是我国优良的用材林,也是我国森林覆盖面积最大,资源蕴藏最丰富的森林,但是由于长期采伐,目前原始的针叶林区已所剩无几了。

五、草原

草原(steppe)是由耐寒的旱生多年生草本植物为主(有时为旱生小半灌木)组成的植物群落。它是温带地区的一种地带性植被类型。组成美丽草原的植物都是适应半干旱和半湿润气候条件下的低温旱生多年生草本植物。

草原在地球上占据着一定的区域。在欧亚大陆,草原从欧洲多瑙河下游起向东呈连续带状延伸,经过罗马尼亚、苏联和蒙古,进入我国境内内蒙古自治区等地,形成了世界上最为广阔的草原带。在北美洲,草原从北面的南萨斯喀彻河开始,沿着纬度方向,一直到达得克萨斯,形成南北走向的草原带。此外草原在南美洲、大洋洲和非洲也都有分布。

草原的植物种类,既有一年生的草本植物,又有多年生的草本植物。在多年生

草本植物中，尤以禾本科植物占优势，禾草类的种类和数量之多，可以占到草原面积的 25% ~50%，在草原特别茂盛的地方可以占到 60% ~90% 以上。它们主要是针茅属、羊茅属、隐子草属、叶草属、冰草属和早熟禾属等中的许多种类。除禾本科植物外，莎草科、豆科、菊科、藜科等植物也占有相当大的比重。它们共同构造了草原景观，形成了草原群落环境。草原上除草本植物外，还生长着许多灌木植物，如木地肤、百里香、锦鸡儿、冷蒿、女蒿、驴驴蒿等。它们有的成丛生长，有的相连成片，其中许多种类都是马、牛、羊所喜欢吃的食物，而且营养价值很高。由于草原植物生长在半干旱和半湿润的地区，因此生态环境比较严酷，所以才形成了以地面芽为主的生活型。在这种气候条件下，草原植物的旱生结构比较明显，如叶面积缩小、叶片内卷、气孔下陷、机械组织和保护组织发达，植物的地下部分强烈发育，地下根系的郁闭程度远超过地上部分的郁闭程度。这是对干旱环境条件的适应方式。多数草原植物的根系分布较浅，根系层集中在 0 ~30 cm 的土层中，细根主要部分位于地下 5 ~10 cm 的范围内，雨后可以迅速地吸收水分。

草原群落的季相变化非常明显，它们的生长发育受雨水的影响很大。草原上主要的建群植物的生长发育，都是在 6 ~7 月份雨季开始时才达到旺盛时期。还有一些植物的生长发育随降水情况的不同有很大的差异。在干旱的年份，一直到 6 月份，草原上由于无雨还是一片枯黄，到第一次降雨后才迅速长出嫩绿的叶丛。而在春雨较多的年份，草原则较早地呈现出绿色景观。有的植物种类在干旱年份仅长出微弱的营养苗，不进行有性繁殖过程，而在多雨的年份，它们的叶丛发育生长高大，而且还大量地结果，繁殖后代。

我国的草原是欧亚草原区的一部分。从东北松辽平原，经内蒙古高原，直达黄土高原，形成了东北至西南方向的连续带状分布。另外，在青藏高原和新疆阿尔泰山的山前地带以及荒漠区的山地也有草原的分布。我国的草原与欧亚草原相似，不同地区植物种类成分差异很大，但是针茅属（*Stipa*）植物却是比较普遍存在的，因此针茅属对于草原植被来说具有重要意义。在某种程度上可以作为草原，尤其是欧亚草原的指示种。

我国草原可以分为 4 个类型：即草甸草原、典型草原、荒漠草原和高寒草原。草甸草原主要分布在松辽平原和内蒙古高原的东部边缘，以贝加尔针茅、羊草和线叶菊为建群种，并含有大量的中生杂类草，种类组成十分丰富，覆盖度也较大。典型草原分布在内蒙古、东北西南部、黄土高原中西部和阿尔泰山、天山以及祁连山的某一海拔范围内；以大针茅、克氏针茅、本氏针茅、针茅、冷蒿、百里香等植物为建群种；与草甸草原相比，种类组成较贫乏，盖度也小，但草群以旱生丛生禾草占有绝对优势。荒漠草原主要分布在内蒙古中部、黄土高原北部以及祁连山和天山的低山带，以沙生针茅、戈壁针茅、东方针茅、多根葱、驴驴蒿等种类为建群种，但群落中还有大量的超旱生小半灌木等；种类组成更加贫乏，草层高度、群落盖度和生产力等方面都比典型草原明显降低。高寒草原是指在高海拔、气候干冷的地区所特有的一种草原类型；主要分布在高耸的青藏高原、帕米尔高原及祁连山和天山的高海拔处，它是以寒旱生的多年生草本、根茎苔草和小半灌木为建群种，并有垫状植

物的出现;主要建群植物有紫花针茅(*Stipa purpurea*)、寒生羊茅(*Festuca krylovina*)、羽状针茅、银穗针茅、拟锦针茅、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)和藏籽蒿等;种类组成不仅稀少,而且草群稀疏、结构简单、草层低矮、生产力低下。

六、荒漠

荒漠(desert)是指超旱生半乔木、半灌木、小半灌木和灌木占优势的稀疏植被。荒漠植被主要分布在亚热带和温带的干旱地区。从非洲北部的大西洋岸起,向东经撒哈拉沙漠、阿拉伯半岛的大、小内夫得沙漠、鲁卜哈利沙漠、伊朗的卡维尔沙漠和卢特沙漠、阿富汗的赫尔曼德沙漠、印度和巴基斯坦的塔尔沙漠、中亚荒漠和我国西北及蒙古的大戈壁,形成世界上最为壮观而广阔的荒漠区,即亚非荒漠区。此外,在南北美洲和澳大利亚也有较大面积的沙漠。

荒漠的生态条件极为严酷,夏季炎热干燥,7 月份平均气温可达 40℃;日温差大,有时可达 80℃;年降水量少于 250 mm,在我国新疆的若羌年降水量仅有 19 mm;多大风和尘暴,物理风化强烈;土壤贫瘠。

荒漠的显著特征是植被十分稀疏,而且植物种类非常贫乏,有时 $100m^2$ 中仅有 1 ~ 2 种植物,但是植物的生态—生物型或生活型却是多种多样的,如超旱生小半灌木、半灌木、灌木和半乔木等等,正因为如此,它们才能适应这严酷的生态环境。荒漠植物的叶片极度缩小或退化为完全无叶,植物体被白色茸毛等,以减少水分的丧失和抵御日光的灼热。有的植物体内有贮水组织,在环境异常恶劣时,靠体内的水分维持生存;它们的根系极为发达,以便从广而深的土层范围内吸收水分。还有一些植物是在春雨或夏秋降雨期间,迅速生长发育,在旱季或冬季到来之前,完成自己的生活周期,以种子(短命植物)或根茎、块茎、鳞茎(称为类短命植物)度过不利的植物生长季节。因此,水在荒漠中是极为珍贵的,荒漠植物的一切适应性都是为了保持植物体内的水分收支平衡。

我国荒漠植被的建群植物是以超旱生的小半灌木与灌木的种类最多,如猪毛菜属(*Salsola*)、假木贼属(*Anabasis*)、碱蓬属(*Suaeda*)、驼绒藜属(*Ceratoides*)、盐爪爪(*Kalidium*)、合头草(*Sympegma regelii*)、戈壁藜(*Iljinia regelii*)、木霸木(*Sarcozygium Xanthoxylon*)、泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、麻黄(*Ephedra*)等种类。

我国的荒漠主要分布于西北各省区,如新疆的塔克拉玛干大沙漠(世界第二大沙漠)、古尔班通古特沙漠,青海的柴达木盆地,内蒙古与宁夏的阿拉善高原,内蒙古的鄂尔多斯台地等,在气候上属于温带气候地带。降水分布不均匀,我国荒漠的东部由于受东南季风的影响,降水集中于夏季;西部主要受西来气流的影响,冬春雨雪逐渐增多。

我国荒漠植被按其植物的生活型划分,可以分为 3 个荒漠植被亚型,即小乔木荒漠、灌木荒漠和半灌木、小半灌木荒漠。其中以半灌木荒漠分布最为广泛,它们生长低矮,叶狭而稀少,最能适应和忍耐荒漠严酷的生长环境。

我国荒漠与中亚荒漠相比,春雨型短命植物不发达,这主要是由于我国冬春降

水缺乏造成的。然而，我国灌木荒漠则相对比中亚发达。

七、冻原

冻原（tundra）又译为苔原，是寒带植被的代表。在欧亚大陆北部和美洲北部占了很大的面积（包括北方一些岛屿），形成一个大致连续的地带。

（一）冻原植被的特点

冻原植被的生态条件十分严峻。冬季漫长而寒冷，夏季短促而凉爽，植物生长仅 2 ~ 3 个月。因此，这里的植被表现出以下特点：

1. 植被种类组成简单，植物种类的数目通常为 100 ~ 200 种。冻原植被没有特殊的科，其具代表性的科为杜鹃花科、杨柳科、莎草科、禾本科、毛茛科、十字花科和蔷薇科等。多是灌木和草本，无乔木；苔藓和地衣很发达，在某些地区可成为优势种，故冻原又译为苔原。

2. 植物群落结构简单，可分为 1 ~ 2 层，最多为 3 层，即小灌木和矮灌木层、草本层、藓类地衣层。藓类和地衣具有保护灌木和草本植物越冬芽的作用。

3. 冻原通常全为多年生植物，没有一年生植物，并且多数种类为常绿植物，如矮桧（*Juniperus nana*）、越桔（*Vaccinium vitis-idaea*）、酸果蔓（*Oxycoccus palustris*）、杜香（*Ledum palustre*）、岩高兰（*Empetrum nigrum*）等。这些常绿植物在春季可以很快地进行光合作用，而不必去花很多时间来形成新叶。为适应大风，许多种植物矮生，紧贴地面匍匐生长，如极柳（*Salix polaris*）、网状柳（*S. reticulata*），有些是垫状类型，如高山葶苈（*Draba alpina*）。这些特点都是为了适应强风、防止被风吹走以及保持土壤表层的温度有利于其生长。

（二）冻原的类型

冻原主要分布在欧亚大陆和北美大陆。在欧亚大陆的冻原区内，随着从南到北气候条件的差异，冻原又分为 4 个亚带：

1. 森林冻原亚带

这里的树木大多数是落叶松属（*Larix*）、西伯利亚云杉（*Picea obovata*）、弯桦（*Betula tortusa*），灌木层中有矮桦和桧树，地被层中占优势的是真藓和地衣，沼泽占有一半以上的面积。

2. 灌木冻原亚带

灌木以矮桦（*Betula nana*）为代表，还有圆叶柳（*Salix rotundifolia*）、北极柳（*S. polaris*）等。

3. 藓类地衣亚带

这里藓类地衣占优势，是最典型的冻原地带。

4. 北极冻原亚带

分布在北冰洋沿岸，植被稀疏，完全没有小灌木群落。北美大陆北部的冻原与欧亚大陆冻原有很多相似之处。地衣冻原在北美有着比较广泛的发育。

我国的冻原仅分布在长白山海拔 2 100 m 以上，和阿尔泰山 3 000 m 以上的高

山地带。长白山的山地冻原的主要植物有仙女木、牙疙疸、牛皮杜鹃、圆叶柳，并混生有大量的草本植物。阿尔泰山的冻原植物种类较少，属于干旱型的山地冻原，以镰刀藓（*Drepanocladus*）、真藓（*Bryum*）、冰岛衣属（*Cetraria*）等藓类和地衣植物为主。

第九节 生 态 系 统

一、什么是生态系统

生态系统（ecosystem）这个概念，最初是由英国生态学家坦斯烈（Tansley）在1935 年提出的。生态系统就是在一定空间中共同栖居着的所有生物（即生物群落）与其环境之间由于不断地进行物质循环和能量流动过程而形成的统一整体。一个生态系统中的生物成分和非生物成分是相互联系、相互制约的统一体。如，一个森林中的绿色植物利用日光能将二氧化碳、水和矿物质，借叶绿素之助而制造成有机物质。昆虫、鼠、鹿等食草动物就依赖这些绿色植物而生存。而食草动物又成为瓢虫、鼬、虎等食肉动物的物质和能量的来源。通过这些营养关系，把森林中的各种生物和非生物条件联成一个整体。在这个整体中，物质不断地循环，能量不停地流动。这样的统一体就是生态系统。所以，生态系统可以定义为在一定的空间内生物的成分或非生物的成分通过物质循环和能量流动互相作用，互相依存而构成的一个生态学功能单位。

二、生态系统的结构

要分析生态系统的结构往往是从它的营养结构入手。首先分析它的组成部分。一个发育完整的生态系统可分为两大部分，它们是生物部分和非生物部分。

（一）生物部分

生物部分是指植物、动物和微生物，通常按照它们获得营养和能量的方式和在能量流通与物质循环过程中所担负的作用，分为 3 大类型：

1. 生产者

生产者（producer）是指能进行光合作用的绿色植物和化能合成细菌。由于它们自身制造养分，故称为自养型植物。它们是生态系统中最积极的成分。绿色植物通过光合作用将太阳能转化成化学能，同时合成的糖类、脂肪和蛋白质等为其他生物的生存提供了食物来源。所以，没有绿色植物，就没有生态系统。

2. 消费者

消费者（consumer）是指生态系统中的各类动物和某些腐生或寄生菌类。它们只能依赖生产者生产的有机物为营养来获得能量，藉以维持自身的生命活动。它

们是异养型生物。消费者又可细分为：食草动物（一级消费者），是指直接以植物为食的动物，如蝗虫、野兔、梅花鹿、马、牛、羊和各种鼠类等等；食肉动物（二级消费者），是吃食草动物的动物，如狐狸、黄鼠狼、青蛙等；食肉动物还可分出三级消费者（是指吃二级消费者的动物如蛇、蜘蛛等）和四级消费者（是指敏捷凶猛的大型动物，如虎、豹、鹰、鲨鱼等）。

但生态系统中还有一些动物，它们既吃植物，又吃动物，这类动物称为杂食动物，如熊、鱼等，人也属于杂食动物。

3. 分解者

分解者（decomposer）是指如细菌、真菌、霉菌、放射菌以及土壤原生动物和一些土壤小型无脊椎动物。它们营腐生生活。这些微生物将动植物残体分解、消化、吸收，并且使养分从有机物中释放出来，返回到无机环境中去，供生产者再利用。如果没有这些微生物的分解作用，那么地球很快将变成一个巨大的垃圾场。

（二）非生物部分

非生物部分是指由非生命物质构成的无机环境，如土壤、水、岩石、光能、CO_2、温度、氮、无机盐、生活空间……。

在生态系统中，以食物关系为纽带，把生物和其周围的非生物环境紧密地联结起来。通过生产者、消费者和分解者三大类群，使能量流动和物质循环在生态系统的生命和非生命组分之间进行。生态系统中一定的结构，体现出一定的功能。这其中，生产者和分解者是生态系统的基本成分，没有这两个组分，就不称其为生态系统，消费者为非基本成分。

三、生态系统的能量流动

生态系统运行的能量来源于太阳。正是绿色植物将太阳能固定下来并转化成化学能，以供其他生物利用，从而驱动着生态系统的运动。

能量在生态系统中的流动，第一步是绿色植物的光合作用将太阳能转化为化学能，第二步是食草动物通过采食植物而获得植物体中的能量，第三步是再被食肉动物或人摄取和利用，最后再被分解者分解还原，释放到环境中去，能量就这样不断地流动着，形成“能量流”或“能流”。值得注意的是生态系统中的能量流是单向流动的，是不可逆的。

那么生态系统中的能量流动是通过什么方式来实现的呢？答案是：生态系统是以食物链和食物网的方式作为能量流动的渠道。

食物链（food chain）：是指在生态系统中通过吃与被吃而联结起来的食物链状关系。生产者与消费者以食物营养为中心，形成一个环节扣一个环节的链条。比如鹰吃蛇，蛇吃蛙，而蛙又吃蝗虫，蝗虫吃草本植物。草本植物→蝗虫→蛙→蛇→鹰，这就是一个食物链。

食物链分为两大类：一类是生食食物链（grazing food chain），指以活的动植物为起点的食物链。另一类是腐生食物链（saprophagic food chain）或碎屑食物链

(detrital food chain),是指以死的生物为起点的食物链。通常生食食物链又可分为两种,第一种是始于植物,经过小型食草动物捕食,再到被稍大型的食肉动物捕食,最后再被更凶猛的食肉动物捕食,这类食物链称为捕食食物链(predator food chain)。第二种虽然也始于植物,但是从较大的动物联系到寄生在它们身上的较小型的动物。这类食物链是以寄生物夺取寄主储存的能量来维持生活的食物链,称为寄生食物链(parasitic food chain)。如草原生态系统中,牧草→黄鼠→跳蚤→鼠疫菌,就是寄生食物链。

斯洛波丁(Slobodkin,1961)根据能量保存规律,指出食物链上的环节通常是4~6个,不能超过7个。

需要指出的是,生态系统的营养结构并不是简单的线性关系,通常一种消费者不只吃一种食物,而同一种食物可能被不同的动物消费掉。这样就在生态系统中构成了错综复杂的食物关系,所以将许多长短食物链互相交织而成的复杂的网状关系,称为食物网(food web 或 food complex)。食物网中错综复杂、相生相克的食物关系,有助于维持生态系统的稳定性。正是食物网将生物与生物、生物与周围的环境成分连接成一个网络结构,而网络上的各个环节彼此牵连,相互制约,从而维护了生态系统的相对平衡。

通常将食物链的每一个环节称为一个"营养级"(feeding level),在生态系统的营养序列上,后一个营养级依赖于前一个营养级的能量。由于能流越来越细,前一营养级的能量,只能满足后一营养级少数生物的需要。度量营养级之间的能量转换效率的方法很多,其中之一便是被认为是重要的生态学规律之一的林德曼效率(Linderman efficiency):

$$\text{林德曼效率} = \frac{\text{在营养级 } n \text{ 上的同化量}}{\text{在营养级 } n-1 \text{ 上的同化量}}$$

根据该公式,能流转换的效率为10%。因此,营养级每上升一级,净生产量大约只剩下前一级生产水平的10%左右,即损失90%的能量。这就是前面提到的,一般的食物链不能超过4~5个营养级的原因。

通常用生态金字塔(ecological pyramid)来反映各个营养级之间的数量关系。常用的生态金字塔有3种结构,其一是个体数量金字塔,塔的每个层次都是用生物个体数目的多少来表示,如图16-3。

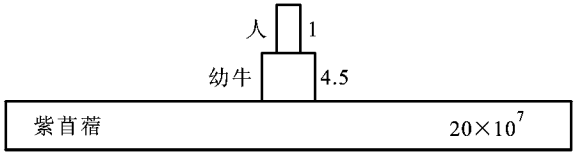


图16-3 个体数目金字塔示意图(自祝廷成,钟章成等)

即在4 hm^2 土地上有20×10^7 株紫苜蓿可以供养4.5头幼牛生活,而4.5头幼

牛可供 1 个人生活。

其二是生物量金字塔，各营养级有机体的量用生物量来表示。如上例中，一年产 40 000 kg 紫苜蓿可喂养重达 926 kg 的 4.5 头幼牛生活，而这 926 kg 的牛肉可供一个 47.2 kg 的人健康成长。

这两种生态金字塔都有一个致命的缺点，就是容易产生倒金字塔，如一棵落叶松上生活着成百上千的松毛虫，若以个体数目表示，则出现倒金字塔。能量金字塔是利用各营养级所固定的总能量值的多少来构成的，它不会产生倒金字塔根据林德曼效率，上一级的能量总是大于下一级营养级上的能量，即能量从塔基到塔顶是逐级减少的。能量金字塔是最常用的一种金字塔，生态金字塔的层次越多，能量利用越充分，塔基越宽，生态系统越稳定。

四、生态系统的物质循环

生态系统的物质循环（cycle of materials）是指生态系统从大气、水体或土壤中获得营养物质，通过绿色植物吸收，进入生态系统，被其他生物重复利用，最后再归还于环境中的整个过程。物质循环一般可分为两类：第一类是短循环（short cycle），即生态系统中的生产者，除一少部分被消费者吃掉外，绝大部分掉落在土壤表面，被分解者分解还原为二氧化碳、水和矿盐分等；第二类是长循环（long cycle），指绿色植物逐级经过各级消费者如食草动物、食肉动物和其他杂食动物以及寄生生物的采食、消化和排泄以及动植物的遗体进入土壤，经过食腐动物（scavenger）的啃食（如豺、秃鹫等），最后被微生物分解，物质再回到环境中去，又一次参与生态系统的物质循环。在生态系统的物质循环中，总的看来，长循环起着比较重要的作用。

（一）水循环

水是生物圈中最丰富的物质，水循环将陆生生态系统和水生生态系统连接起来，使局部的生态系统与整个生物圈联系在一起。水循环在生态系统中担负着极其重要的作用，首先，水是生命生存的前提；其次，水在生态系统中起着能量传递和利用的作用；第三，水是地质变化的动力，其他物质循环都是结合水循环的；最后，水是所有养分的介质，养分的循环与水循环不可分割。

水循环由大循环和小循环组成：大循环也称外循环，是指从海洋表面蒸发到高空的水汽，在大气环流的作用下，被运送到陆地上空，由于温度发生变化，凝结成水降落到地面，一部分经地表径流汇入江河，最后流入大海，另一部分渗入地下形成潜流，最后也流入大海的运动过程；小循环也称内循环，是指海洋或陆地上的水经蒸发升入空中，由于温度降低，又凝结成水降落到海洋或陆地表面的水分运动过程。见图 16−4。

（二）碳循环

碳是构成生物体的主要元素之一，在维持生命活动中起着重要的作用。据统计，整个地球碳的储存量约为 2.6×10^{19} kg。其中有 90% 以上以碳酸盐形式禁锢

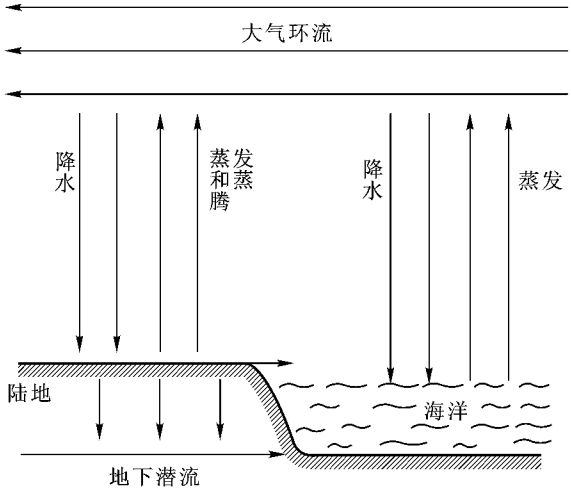


图 16-4 地球上水分的大循环与小循环示意图

在岩石圈中，而只有 7.5×10^{15} kg 是以有机态埋藏在地下（如煤、石油），这即成为碳循环的储存库。只有极少量碳参与经常性流动和圈层间的交换，其中大气圈中（二氧化碳状态）约 7.0×10^{14} kg，水圈中（多为碳酸盐态或二氧化碳状态）约为 3.5×10^{16} kg。而构成现有生物量的有机碳仅为 1.1×10^{15} kg。水圈、大气圈和生物圈扮演着碳循环中活动库的作用。

碳循环较为简单，它从大气中二氧化碳储库开始，通过绿色植物的光合作用，将大气中的碳，转移到植物体中形成碳水化合物，然后被各级消费者利用，其生物残体经过微生物分解还原以及生物的呼吸作用，再把碳回归到大气中。见图 16-5。

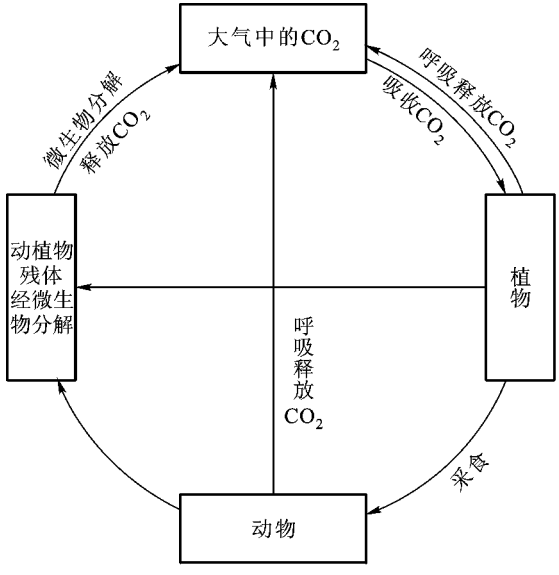


图 16-5 碳循环示意图（自祝廷成，钟章成等）

至于大气中二氧化碳含量增加的生态后果，由于某些方面的问题仍不太清楚，因此学者们的意见还不统一，但是关于大气中二氧化碳含量变化与地球上气候变化的关系却是科学家们最为关心的问题。气候学家们认为，地球上气候的变暖期和变冷期的交替与大气中二氧化碳含量的波动有关。二氧化碳是一种温室气体，即大气中的二氧化碳和水蒸气可以允许可见光和红外线透射到地球表面，但却阻碍地球的热辐射向太空中逸散，从而大气的温度就会逐步升高，就如同玻璃温室一样，这种效应就称为温室效应。有的科学家估计，今后大气中 CO_2 增加一倍，全球平均气温将上升 1.5～4.5℃。而地面温度的上升随着纬度的增加而增加，在纬度 40°的地区接近全球的平均值，在赤道地区只升高平均值的一半左右。两极地区却比平均值高 3 倍左右。地球温度上升的最重要的后果是极地冰川的融化和全球性热带气候。如果南极冰川全部融化，海平面将上升约 120 m，而且在这 400 年内就有可能出现。如果真的发生这种局面，对人类来说其后果将不堪设想。

（三）氮循环

大气中含有 79% 的氮，然而，氮是不活泼元素，植物不能直接利用。氮必须首先靠有机体固氮细菌的转化活动或用工业方法固定下来，才有可能被生物所利用，只有少数的有机体具有直接利用大气中氮的本领。据统计，物理化学（电化学和光化学）的固氮量平均 7.6×10^{9} kg/年，生物固氮量为 5.4×10^{10} kg/年。生产化肥固氮的数量远远超过所有其他方式的固氮数量。据统计，到 2000 年时，化肥的产量将达到 1.0×10^{11} kg。生物圈中氮的分布如表 16－2。

表 16－2　生物圈中氮（10^9 kg）的分布（自孙儒泳、李博等，1993）

大气	3 800 000	海洋水中	20 000
陆地有机体	772	海洋有机体	901
活有机体	12	活有机体	1
死有机体	760	死有机体	900
非有机氮（陆地）	140	非有机体氮（海洋）	100
地壳	14 000 000	沉积物	4 000 000
有机氮总量 = 1 673			
无机氮总量 = 21 820 240			

氮的循环过程如图 16－6 所示 植物的根系从土壤中吸收氮化合物，其中一部分以根及残落物形式还给土壤，另一部分被其他有机体所消耗利用，最后变成废料或死物再归还给土壤，在分解者的作用下，还原为植物可以吸收利用的有效态氮素，再被植物所利用。如此不间断地进行着这个循环。在该循环中，有不少氮素在水蚀、降雨、淋洗等作用下流失到了海洋中，它们中大部分不能再被陆生植物所利用。但是生物固氮、大气闪电固氮以及化肥的应用等，可以弥补氮素的损失，从而

保持陆地氮素的平衡。

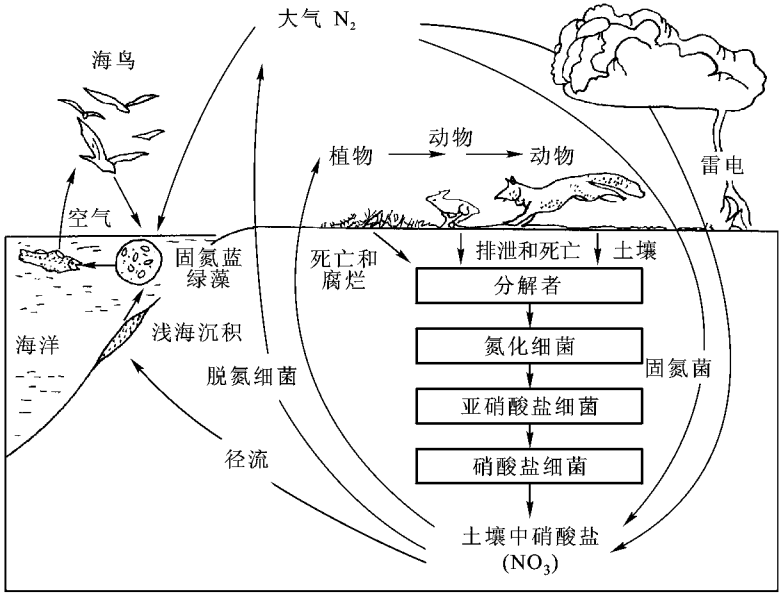


图 16-6 氮的循环（自孙儒泳、李博等）

第十节 生态系统的生物生产

生态系统的生物生产，经历两个过程：即植物性生产与动物性生产。绿色植物的生产过程称为第一性生产或“初级生产”(primary production)，进行能量固定的绿色生物称为“初级生产者”。初级生产量是生态系统的能量流动和物质循环的基础。第一性生产是表达生态系统生产力的重要指标，是衡量地球对人类容量的一个主要依据。在草场生态系统中，对第一性生产量的测定是确定载畜量和划分草地类型的基础；在森林生态系统中，第一性生产量的数据可以作为森林采伐和培育更新的根据。

一、初级生产

在一定时期内，绿色植物把无机物合成为有机物的总数量或固定的总能量，称为生产量(gross production)。其中，包括同期间植物呼吸所引起的有机物质的消费量。

总生产量中扣除植物器官呼吸量后的剩余量，称为净生产量(net production)。也就是在一定时间内，以植物的组织或储藏物质的形式表现出来的蓄积的有机物质数量。

生物量(biomass)则为在任一时间内物质生产的总量,或生态系统进行机能作用总积累的净初级生产。

现存量(standing crop)是指在一定面积的地段上,某一时间内存在着的活植物体的数量。它与生物量的区别在于,生物量是用量来表示,而现存量则是以生产“速率”来表示。总生产、净生产和现存量的关系如图 16-7 所示。

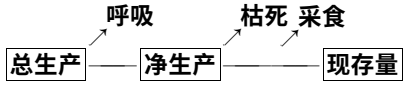


图 16-7　总生产、净生产、现存量关系示意图(自祝廷成,钟章成等)

在地球上,生态系统第一性生产量的分布是不均等的,不同的生态系统在同一时间内生产的有机物质也各有不同。通常淡水生态系统的第一性生产力最高,生产者是藻类和水生维管植物 海洋生态系统的第一性生产力最低,而陆地生态系统又因植被类型的不同,其第一性生产力有很大差异。图 16-8 是第一生产性的世界分布。

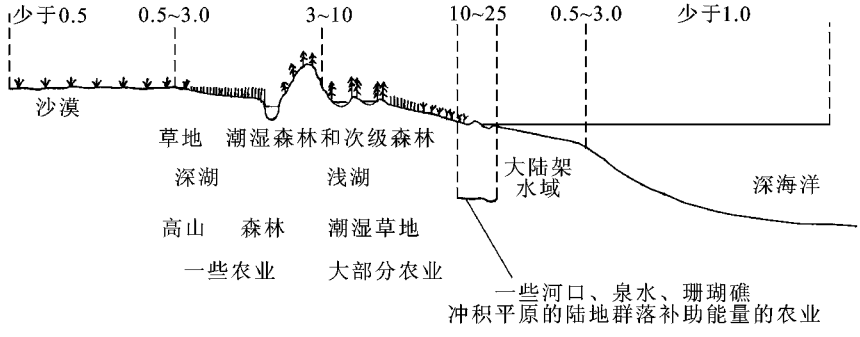


图 16-8　第一性生产的世界分布(自祝廷成,钟章成等)

研究表明,世界陆地的净第一性生产量与年降水量在一定程度上呈正相关。在年降水量为 500 mm 以下的地区净第一性生产力与降水量之间是呈直线关系的。在湿润森林气候下,降水量超过 500 mm,随着降水量增加,净第一性生产力达到一定水平后,不再明显增加,这是因为,除降水量之外,降水的季节分配、平均气温、生长季的长短、土壤状况等生态因子,也会影响净第一性生产力。

二、次级生产

生态系统的第二性生产(secondary production)是动物性生产的过程,即是动物采食植物或捕食其他动物之后经过体内消化和吸收,把有机物再次合成的过程。

因此,有时也称为次级生产。第一性生产是无机物转化成有机物的过程,而第二性生产则是将这些有机物再次利用和生产,转化成次级生物量的过程。

第十一节 植被在生态系统中的作用

生态系统是一个复杂多变的系统,它的研究内容不仅涉及到各类生物(植物、动物、微生物)而且还涉及到气候学、土壤学、地理学、水文学、数学、物理、化学等。因此,生态系统的研究是跨学科、跨领域的综合研究,任何一门与之相关的学科的发展都会对生态系统的研究有着推动和促进作用。那么,植被研究在生态系统研究中究竟占有什么样的地位呢?答案是,植被在生态系统中起着主导的作用,这是因为:

第一,植物群落是生态系统的主要组成成分,生态系统中的绿色植物是第一性生产者,它们为其他生物的生存提供了赖以生活的有机物质。地球上每年有机物质的生产量有 99% 都是植物制造的。因此,在生态系统中,植物的生物量要超过动物生物量的许多倍。如在比利时,对阿当的一个 120 龄的欧栎山毛榉老林中观测的结果表明,植物体地上部分生物量有 275 000 kg/hm^2,而动物只有 600 kg/hm^2,而且还主要是土壤动物区系。动物生物量仅是植物地上部分生物量的 1/458,即植物是动物的458 倍。在美国 Green 湖的研究中发现,植物生物量是2 650 000 kg/hm^2,动物是 53 000 kg/hm^2,前者是后者的 50 倍。因此,不论陆地或水生生态系统,植物的生物量都远远超过动物的生物量。

第二,绿色植物的光合作用提供了生态系统运行的能源动力。假若没有植物,生态系统中的各级消费者和还原者就不可能获得生命所必不可少的能量,所以植被是生态系统存在的基础,没有植被就没有能量来源,生态系统也就不能运转,因而也就没有生态系统了。

第三,植被决定了一个生态系统的形态结构。植被不仅为动物和微生物的生存提供了物质和能量,而且植物在生态系统中的空间分布还为动物和微生物提供了不同的栖息场所。植物在地上和地下的成层性生长为动物和微生物的生存创造了丰富的植物异质空间。如一个森林群落中,鸟类的种类和数目是与该群落林冠的层次多少成正比的,而与森林中乔木的种类数无关。因此,植被的结构愈复杂,为动物和微生物所提供的生境就愈多,动物和微生物的种类也就愈丰富,它们的机能也就愈多样。

最后,植被强烈的改变周围环境的能力对生态系统各方面都产生了深刻影响。植物的生命活动不仅受外界环境因素的支配,它本身也影响和改变外界环境。植物群落中的各种植物在适应环境和改造环境的过程中,最终创造出了自己的群落环境,从而为群落内动物和微生物的生存提供了合适的环境。因此,植被对环境的改造作用是生态系统达到稳定状态和生态系统结构复杂分化的基础。

思考与探索

1. 举例说明各主要生态因子对植物生长和分布的影响。
2. 植物对极端高温和低温会产生哪些生态适应？
3. 举例分析植物对周围环境所产生的影响。
4. 水生植物如何适应于水环境？
5. 原生裸地与次生裸地有什么不同？
6. 常绿阔叶林群落有什么特征？
7. 在生态系统发育的各阶段中，生物量、总初级生产量、呼吸量和净初级生产量是如何变化的？
8. 举例分析植被在生态系统中的地位和作用。
9. 根据水生生态系统的结构特点和物质循环规律，设计 1 ~ 2 个用生态调控的方法治理水体富营养化的方案。

第十七章

植物资源的利用与保护

提 要 植物资源是人类生存和发展必不可少的物质基础。本章讨论了保护植物资源的意义,介绍了我国植物资源利用与保护的现状,植物外来种对我国植物资源的影响,提出了合理开发和利用植物资源的一般原则和思路。本章的“窗口”“生物技术是获取植物次生代谢产物的新途径”,对开发利用和保护植物资源提出了新的思路。

第一节 保护植物资源的意义

植物资源是指一定地域上对人类有用的所有植物的总和,是人类生存和发展必不可少的物质基础。自从人类诞生以来,植物就供应了早期人类的一切需求。人类生活水平的不断提高和充实,在一定程度上说是建筑在利用植物资源的基础之上。随着人口的快速增加,人类对粮食、医药和工业原料的需求日益增多。近年来,世界木材年贸易额达 100 亿美元,至少有 6.25 亿人以植物为主要的能源;在医药方面,约有一多半的药物来自植物;目前人们还在不断从野生植物中发掘出许多优良的食用、药用、油料、工业原料、饲料和观赏植物:如中华猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch.)是原产我国的野生植物,被引入新西兰后,经过培育,其果实已成为风靡世界的保健食品;三叶橡胶树(*Hevea brasiliensis* Muell-Arg.)从巴西热带雨林中引种出来,成为世界五大工业原料之一。此外,改良现有栽培植物品种,培育新的优良品种,也要借助于野生的种类。利用野生番茄与栽培种杂交的新品种,大大提高了糖分的含量。水稻、玉米、小麦、葡萄和木薯的抗病和抗逆性品种以及大豆、甘蔗、油棕的高产品种,也多是利用野生种杂交而得到的。

然而,随着人口的快速增加和社会生产力的不断提高,人类对植物资源的开发和破坏逐渐加剧。由于大量砍伐森林,开荒种地,导致生态环境受到破坏,水土流

失严重。热带雨林是世界上植物资源最为丰富的生态系统，那里生长着占地球植物总数一半以上的植物种类，许多种类至今尚未被人类所认识。据统计，目前市场出售的药物中有 1/4 的原料来源于热带雨林这个植物宝库。据研究人员估计，热带雨林中大约有 1 400 种植物在医治癌症上有潜在的疗效。但是，热带雨林目前正在以惊人的速度消失。在过去的几十年里，已经有 40% 的热带雨林被砍掉，现在每年仍要砍伐 1 700 万 ~2 000 万 hm^2 的热带雨林。据专家研究估计，如果照目前的砍伐速度，将有 9 个热带雨林国家在 30 年内、3 个国家在 55 年内将其境内的热带雨林全部砍光。一旦热带雨林被毁灭，将意味着世界上近 80% 的植物种、400 万种生物行将灭绝，其中有不少我们还没有认识，更谈不上开发利用了。由于森林、草原的面积不断减少，造成沙漠以每年新增面积 600 万 hm^2 的速度增长，生态环境日益恶化，给人类的生存带来了严峻的挑战。严酷的现实，已经使越来越多的人认识到，保护大自然，保护包括植物资源在内的自然资源，就是保护人类自己。

第二节　我国植物资源利用与保护现状

一、我国植物资源的现状

我国地域辽阔，地形复杂，气候多样。这种独特的地理环境和气候条件，为植物的生长繁衍创造了良好的基础。据统计，我国现有高等植物 470 科，3 700 余属，约 3 万余种，为全世界近 30 万种高等植物的十分之一左右，少于马来西亚（约 4.5 万种）和巴西（约 5.5 万种），居世界第三位，其中有许多是在北半球地区早已绝迹的古老子遗植物，尤其是特有属种比较多，计有 243 个特有属，约 1 000 多个特有种。

在这些丰富的植物资源中，许多种类具有重要的经济用途，同时它们的作用是随着生产的发展和科研的深入而不断被人们所发现的。据初步统计，我国已发现的药用植物种类在 5 000 种以上 我国已发现的香料植物约 350 种，其中可生产利用的约 300 种，具有开发价值的在 100 种以上，工业用植物也在 200 种以上。

但是，我国也是一个少林国家，森林覆盖率仅达 16.55% 左右。然而，在很长一段时间内，乱砍滥伐森林的现象十分普遍。海南省天然雨林 1956 年覆盖率为 25.7%，1964 年减少到 18.1%，1981 年仅为 8.5%。云南省的森林面积从 1945 年到 1975 年减少了 1 100 万 hm^2，森林覆盖率由 55% 降至 30%。森林面积的减少，不合理的垦荒导致生态环境恶化加剧。我国有 150 万 km^2 的土地发生严重水土流失，长江年输沙量 6 400 亿 kg，如不治理，将成为我国的第二条黄河。过度放牧，不合理开垦，使我国牧区草场沙化、碱化和退化的面积达 7 700 万 hm^2，占可利用草原的 23%。

我国还是一个经济不够发达的国家，对木材的大量需求仍将成为对植物资源合理利用与保护的一种巨大威胁而长期存在。1998 年 6 月至 8 月，在长江和嫩

江、松花江发生的特大洪涝灾害，使我们清醒地认识到，砍伐森林的行为必须遏止。因为，树种单一的人工林的增加并不能弥补天然林的减少，况且人工林在生态效益上很难与天然林相比。此外一些大型工程如露天煤矿、三峡工程等对植物资源的破坏和影响也不容忽视。

二、我国 40 多年来对植物资源开发利用的成果

新中国成立以后，我国在植物资源开发利用研究上取得了很大的进展。通过几代人的努力，我国植物学工作者对我国的植物资源进行了较为深入广泛的调查，积累了丰富的资料，先后出版了《中国植被》、《中国树木志》、《中国经济植物志》（上、下册）等著作。此外许多单一资源类型专著也相继问世，如《中国油脂植物》、《中国香料植物栽培与加工》、《中华药海》、《中国高山花卉》、《中国蜜源植物》等。《中国植物志》80 卷巨著也将在 2004 年全部出版。同时还陆续出版了各省市区地方植物志和地方经济植物志。这些资料的积累，为植物资源的开发和利用提供了科学依据。

40 多年来，我国野生植物资源的开发利用已取得了不少成就。在药用植物资源研究方面：利用绞股蓝茎叶中含有两种结构与功效类似人参皂甙的成分，研制成了绞股蓝饮品；从萝芙木［*Rauvolfia verticillata*（Lour.）Baill.］中提取出降压药利血平，结束了该药长期依赖进口的历史；从菊科植物黄花蒿（*Artemisia annua* L.）中分离的青蒿素，是一种速效、低毒的抗疟药；从三尖杉（*Cephalotaxus fortunei* Hook. f.）等植物中分离出了抗癌有效成分三尖杉酯碱和高三尖杉酯碱；从广西美登木（*Maytenus kuangsiensis* C. Y. Cheng et W. L. Sha）等植物中分离出的美登素、美登普林和美登布丁三种生物碱，具有较好的抗癌活性；许多名贵药材如天麻、人参等的人工栽培在我国已获得成功。在食用植物资源开发研究方面：从大金鸡菊植物中分离得到的大金鸡菊黄色素，是一种较为理想的食品添加剂；许多野菜植物如蕨菜、刺五加［*Acanthopanax senticosus*（Rupr. et Maxim.）Harms］的嫩芽、荠菜等已经成为餐馆中的常见菜；一些野果被广泛用于饮料行业，如利用沙棘（*Hippophae rhamnoides* L.）果实制成沙棘汁，余甘子（*Phyllanthus emblica* L.）果实制成余甘子汁等。在工业用植物资源开发利用方面：利用芳香植物山苍子［*Litsea cubeba*（Lour.）Pers.］生产柠檬酸，并且用种仁生产纯月桂酸；用田菁胶来代替国外瓜胶，作为水基压裂液原料，从而大幅度增加石油开采；从桑科植物中找到了用于冶金工业的试剂桑色素等。

三、我国对植物资源的保护

我国政府已经深刻地认识到保护植物资源的重要性。1978 年 3 月 5 日通过的宪法，在总纲第九条明确规定："国家保护自然资源的合理利用，保护珍贵的动物和植物"。后来，逐步颁布了一系列的有关保护植物资源方面的法规。如 1979

年 2 月和 9 月颁布的《中华人民共和国森林法》(试行)和《中华人民共和国环境保护法》;1991 年颁布《中华人民共和国水土保持法》。1987 年,《中国自然保护纲要》出版,成为我国保护自然的纲领性文件。这些法规和文件使我国的自然保护走向制度化、法律化,并对乱砍滥伐的破坏行为有所限制 。1984 年 7 月,国务院环境保护委员会公布了我国第一批《中国珍稀濒危保护植物名录》共 354 种。1987 年,国家环保局和中国科学院植物研究所出版了《中国珍稀濒危保护植物名录》(第一册),对 1984 年公布的保护植物名录作了修改,增加了 35 种,共 389 种。1989 年出版了《中国植物红皮书》(第一册)。1999 年 8 月 4 日,《国家重点保护野生植物名录(第一批)》由国务院正式批准公布,标志着此项工作纳入法制化轨道,名录共列植物 419 种和 13 类,其中一级保护的 67 种和 4 类,二级保护的 352 种和 9 类,总共约有 1700 种。从而增进了广大群众对我国应保护的野生植物种类的了解,使监督管理有据可依。

为了保护自然资源,特别是保护珍贵稀有的动植物资源,保护代表不同地带的环境,国家划出一定的区域加以保护,这种区域称为自然保护区。自 1980 年以来,这种区域的建设出现了突飞猛进的发展,到 2003 年,全国已建成 1 775 个保护区,其中属于保护森林生态系统和植物资源的保护区达 1100 个左右,占总数的 60% 左右。

自 1979 年以来,国家环保局投资 600 万元用于物种保护项目。在广西、广东、湖北建立了木兰科植物、金花茶、野生腊梅引种基地,还在云南、河南、浙江、江西、辽宁、江苏、青海等地建立或正在建立地区性珍稀濒危植物迁移保存中心。到 1988 年底,全国已建成野生引种保存基地 255 个(包括各地植物园、树木园、各种苗圃)。绝大多数珍稀濒危植物已得到迁地保护,许多种类包括一级保护植物秃杉、银杉、金花茶已人为繁殖成功,为保护全球的植物资源作出了贡献。

四、植物外来种对我国植物资源的影响

植物外来种是指在一个特定地域的生态系统中,不是本地自然发生和进化的植物,而是后来通过不同的途径从其他地区传播过来的植物。目前植物的外来种出现在世界的许多地方,尤其以热带和亚热带地区为最多,如美国的夏威夷高达 45%,佛罗里达为 40%。我国也不例外,据初步统计,我国的外来植物至少在 1000 种以上。随着农业贸易的增长以及国际交流、旅游、边贸的不断增加,不可避免地增加了我国外来植物的传入。不可否认,外来植物对我国的文明发展有过重大的贡献 除大豆等少数原产我国外,许多作物如陆地棉、玉米、菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)、番茄、落花生、芝麻(*Sesamum indicum* L.)、马铃薯、番薯等都是国外引进的。有的外来种是常见的行道树如悬铃木[*Platanus acerifolia* (Ait.) Willd.] 有些作为造林树种如洋槐(*Robinia pseudoacacia* L.) 有些抗逆性强,可以利用土壤肥力,为其他植物的生长奠定基础,如紫苜蓿(*Medicago sativa* L.)。然而,外来物种可以改变植物的种群、群落甚至生态系统的结构和功能,对整个生态系统的平衡和人类社

会的发展隐藏着巨大的威胁。外来植物一旦入侵成功,要彻底根除极为困难。我国每年因外来杂草对农业生产造成的经济损失超过 15 亿元(《中国农业年鉴》,1999)。据《中国生物多样性国情研究报告》(1998)统计,我国目前已知的外来有害植物已近 60 种,大多成为农林杂草,其中危害较大的种类有紫茎泽兰(*Eupatorium coelestinum* L.)、飞机草(*Eupatorium odoratum* L.)、大米草(*Spartina anglica* C. E. Hubb.)、毒麦(*Lolium temulentum* L.)、豚草(*Ambrosia artemisia* L.)、三裂叶豚草(*Ambrosia tritida* L.)(见彩色插图Ⅱ)、喜旱莲子草[水花生 *Alteranthera philoxeroides* (mart.) Griseb.]、凤眼莲[水葫芦 *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms]、假高粱(Soeghum halepense(L.) Pers.)、独脚金[*Striga asiatica* (L.) O. Kuntze]、小花假泽兰(微甘菊 *Mikania micrantha* H. B. K.)等。

第三节 植物资源的合理开发和利用

一、合理开发利用的一般规则

(一) 正确处理开发利用与保护的关系

每个生态系统都具有一种内在的自动调节力,以维护自己的稳定性,从而保持生态平衡。人类对植物资源的利用只要在其自动调节力的范围内,就会使开发利用与保护得到统一。如果一味强调保护,让资源自生自灭,则是一种浪费 相反,离开资源的开发利用,离开经济发展,植物资源的保护便成了无源之水。我国的很多地区还很贫困落后,这就使得人们只顾眼前利益,由于生产力低下,经营方式落后,对植物资源的利用率低,人们往往以掠夺式开发的方式破坏植物资源。但是,植物资源的负荷能力和生态系统的自我调节能力都是有限的,超过其范围,生态平衡就会被破坏,森林、草原等陆地生态系统就会朝着裸地方向演替,植物资源很快耗尽,开发利用无法继续下去。只有通过合理地开发利用植物资源,将资源优势变为经济优势,使贫困地区的人民群众生活得到改善,进而推动文化教育事业的发展,使人们摆脱落后的思想观念,减少愚昧的行为,植物资源保护才会顺利进行。只有服从生态学的规律,充分发挥植物资源的再生能力,植物资源才能达到持续利用的目的。

(二) 经济效益、生态效益和社会效益相统一

过去,人们一般只注意植物资源变成商品后带来的经济效益,忽略了植物资源所发挥的生态效益中蕴含的经济效益和社会效益,这种效益是间接的,是通过阻止生态灾难所带来的经济损失而表现出来的。森林及草原破坏后,首先表现出来的是林牧业生产下降,林牧副产品资源减少,而潜在的后果是水土流失,洪灾,旱灾,沙漠化,水库等水利设施受损,土壤肥力下降,生态系统内的食物链断裂,病虫害增

加，而用于抵制这些灾害的投资是巨大的。按我国水土流失面积为 150 万 km^2 来估算，我国每年因水土流失所失去的肥分折合成商品化肥至少 4.0×10^6 万 kg，从生产这些化肥所需的生产装置、所需能源的开采及煤、化肥的运输来计算，国家每年损失 144 亿元，这还不包括水库、河道因淤塞而造成的损失，也没有考虑对农业、林业、畜牧业造成的损失以及防洪、抗旱所付出的沉重代价。因此，生态效益本身蕴含着经济效益和社会效益，只不过是它们不那么明显。只有正确认识植物资源发挥的生态效益所带来的经济效益和社会效益，认识发生各种灾害的本质原因，使它们统一起来，植物资源的保护才会得到全社会的重视和支持。

（三）永续利用

野生植物资源并不是取之不尽的，盲目地乱采滥挖，会造成资源枯竭。樟属植物是重要的芳香油资源，由于近年来的盲目开采，除山苍子油有一定数量外，其余大多已不能列入稳定产量的商品。蕨类植物金毛狗，由于其根茎上的鳞片能止刀伤出血，有重要的药用价值，另外，其根茎外形美观，适于制作工艺品，因此，近年来大量挖取，导致金毛狗的资源严重匮乏，有关部门已经采取措施限制采挖。为了保证野生植物资源的永续利用，在利用野生植物时必须注意以下几点：① 根据资源的蕴藏量和生长量有计划地开采利用；② 轮采轮挖，给植物以休养生息的机会；③ 挖大留小，维持一定的种群数量，森林采伐避免皆伐，采伐量不能超过生长量；④ 把分散、面临枯竭的资源相对集中起来，加上繁育和人工培育手段，抚育管理，使之不但能保护分散稀少的资源，同时又能建成原料种植基地，为市场提供数量稳定的优质产品，实现资源的永续利用。

二、植物资源开发利用的思路

（一）建立资源数据库

开发利用野生植物资源，首先要对该地区的野生植物资源的情况有一个全面、深入的了解，包括各类资源植物的种类、分布、生境、资源蕴藏量、生产及利用情况、民间的利用经验等。其次，需要全面掌握国内外资源开发利用的最新信息。因此，应该建立一个植物资源数据库，数据库中不仅要收录该地区的资源植物的基本资料，而且要将国内外主要期刊最新研究成果编译入库。有了这样的数据库，就可以掌握世界各国野生植物应用研究的种类、化学成分和用途等信息，然后帮助我们筛选出经济价值大又适合我们需要的种类进行开发利用。

（二）深度加工和综合利用

过去对植物资源的利用多为传统的单一生产经营方式，提供给市场的植物产品常常是原料、初级产品，运销成本高，经济效益差，而且在生产过程中，常产生大量的余料，一方面造成资源的浪费，同时，余料的处理又会造成环境的污染。如在砍伐森林时，采伐区剩余物和加工剩余物占采伐量的 1/3 至 1/2。这些剩余物给更新造林带来了困难。解决问题的途径就在于森林资源的综合利用，发展‘树叶饲料’、‘树皮肥料’、‘人造板工业’和‘木质燃料工业’，从而提高产值。因此，提高产品的加工

深度,使同样经济收入所消耗的资源量大幅度下降,是植物资源开发利用的必由之路。

(三) 因地制宜,充分发挥当地的优势

沙棘果具有很高的营养价值,而且其枝叶茂盛,根系发达,在水土保持方面有明显的作用。沙棘的根系还有固氮作用,能改良土壤,所以沙棘已成为“三北”干旱、半干旱地区深受欢迎的资源植物。绞股蓝主产于我国南部,湖南绥宁县中药饮品厂利用本县十分丰富的绞股蓝资源研制出系列产品,产品销往北京、广东等十多个省市,部分产品还打入国际市场。辽宁省清原满族自治县建起了野果制品公司,生产出获奖产品如原汁猕猴桃酒、映山红小香槟及其他 40 余种饮品,对繁荣山区经济起了积极的作用。

(四) 不断从野生植物中研究和寻找新的有用的种类

目前,人类赖以生存的粮食作物和当今社会上的许多重要产品如橡胶、可可、咖啡、茶叶、三七、天麻等,都是从野生植物中发掘出来的。野生植物中还有许多是很有希望的种类,至今仍然被埋藏在深山老林中,这就要靠我们去研究,去挖掘。在当今市场激烈的竞争中,谁率先推出新产品,谁就能迅速占领市场。

(五) 重视资源植物基地建设

对某些分布零星,产量低的资源植物,将其就地种植或者是迁地种植,建立生产基地实行集约化管理,植物既易成活,又能保持有效成分不变,投资少,见效快,避免了野生资源的过度开发而枯竭。

最后,发展新的生物技术是今后开辟资源植物开发利用的一种新途径(见窗口)。

窗口

生物技术是获取植物次生代谢产物的新途径

植物作为地球生物圈的重要构成成分,与人类生活息息相关。绿色植物是能将光能转变成化学能的“生物反应器”,是人类赖以生存的最重要的基础,它不仅为人类提供生命所必需的糖类、脂质及蛋白质等初生代谢物,同时也为人类提供许多有益的次生代谢物,如生物碱、萜类、黄酮类及酚类等化合物。这些天然化合物被人类广泛用于医药、轻化工及农业化学等工业的原料。因此人类所面临的环境、粮食、疾病及能源等诸多危机无不与之相关。

然而人类面临着资源危机的挑战,主要体现在:盲目采集和生态环境的破坏致使许多野生植物趋于濒危;一些特殊生境下的植物人工引种困难;能够引种的植物则需要占用大量农田;人工栽培受自然环境因素的制约,次生产物的含量和质量不稳定;在通常情况下,天然植株中目的次生产物的含量过低(如红豆杉中的紫杉醇);化学合成工艺流程复杂,成本过高,且会造成环境污染等。20 世纪 60 年代起,随着生物技术的迅猛发展,科学家们开始尝试应用生物技术来开辟获取植物中天然化合物的新途径。这一新的技术途径统称为代谢工程。

植物次生代谢工程(metabolic engineering of plant secondary metabolism)是应用最新的细胞

与分子生物学研究手段去调控植物次生代谢，以最大限度地获取人类所需要的次生代谢产物，或降低那些对人类有害的化合物的含量，以满足人类对医药、食品、轻化工及农药等工业原料的需要。尤其是通过植物细胞或组织的离体培养系统，实现大规模的工业化生产，以克服引种栽培占用大量农田、受自然环境的影响使化合物的含量和质量不稳定等诸多弊病。

植物次生代谢工程的主要技术路线有如下几个方面。

1. 植物细胞大规模培养

这一技术是基于植物细胞的全能性和借鉴微生物发酵培养的成功经验。植物细胞培养的3大要素是：获得遗传稳定性好的高产细胞系；建立切实可行的次生代谢调控系统以及适合于植物细胞大规模培养的生物反应器。尽管存在种种技术难点，这一领域仍然取得了可喜的研究成果。我国在人参(*Panax ginseng*)和新疆紫草(*Arnebia euchroma*)细胞大规模培养方面已实现产业化规模。

2. Ri 质粒转化的发根培养

Ri 质粒是发根农杆菌(*Agrobacterium rhizogenes*)中位于染色体 DNA 之外的独立基因组。植物受该菌侵染后，可在侵染部位形成发根(hairy root)，发根具有天然根的结构，具有较高的生长速率和较好的遗传稳定性，能合成和宿主植物相同的次生代谢产物等特点。我国在黄花蒿(*Artemisia annua*)、丹参(*Salvia miltiorrhiza*)、金荞麦(*Fagopyrum cymosum*)等多种药用植物上成功地建立了发根培养系统。发根培养能否实现产业化，仍有许多难题要解决，尤其是发根具有较高的含水量和发根生物反应器放大培养等问题仍是产业化的瓶颈因素。

3. 植物次生代谢基因工程

人们在对某些次生代谢途径获得较多的了解后，通过对某种植物代谢途径中某些关键酶基因的克隆、功能的研究，采用正义和反义目的基因表达载体的构建和遗传转化，实现对次生代谢中碳流方向的分子调控，有可能大幅度提高目的化合物的含量，或是阻遏某种人们所不需要的化合物的生物合成。我国在这一研究领域对黄花蒿中青蒿素及红豆杉中紫杉醇生物合成分子调控的研究，已取得重要的研究进展。

综上所述，生物技术不仅是人们获取植物次生代谢产物的新途径，也是保护植物资源使之永续利用的新途径。

参考文献

1. 叶和春，李国凤. 高等植物药用次生代谢产物的研究与应用. 见：孙敬三等主编. 植物生物技术和作物改良. 北京：中国科学技术出版社，1990. 181～203

2. 张龙，叶和春，李国凤. 生物技术在植物药生产中的应用. 见：彭司勋主编. 中国药学年鉴. 北京：北京科学技术出版社，2002. 51～59

3. Verpoorte R，van der Heijden R，Memelink J. Engineering the plant cell factory for secondary metabolite production. Transgenic Research，2000，9：323～343

（叶和春　中国科学院植物研究所　研究员）

思考与探索

1. 你对保护和利用植物资源有什么看法？如何正确处理对植物资源保护和利用的关系？
2. 查阅有关资料，认识我国植物资源利用与保护现状。

3. **通过查阅资料和实地调查，了解当地植物外来种数量和分布以及对当地植物多样性和农林生产的影响。**

主要参考文献

1. 北京大学,兰州大学,南京大学等编. 植物地理学（第二部分）. 北京 :人民教育出版社,1982
2. 阿历索保罗 C J,明斯 C W,布莱克韦尔 M 著. 菌物学概论. 第四版. 姚一建,李玉译. 北京 :中国农业出版社,2002
3. 布坎南 B B 等. 植物生物化学与分子生物学. 瞿礼嘉,顾红雅等译. 北京 :科学出版社,2004
4. 福迪 B 著. 藻类学. 罗迪安译. 上海 :上海科学技术出版社, 1980
5. Evgene Podum 著. 生态学基础. 孙儒泳等译. 北京 :人民教育出版社, 1982
6. 丁恒山. 中国药用孢子植物. 上海 :上海科技出版社, 1982
7. 曹宗巽, 吴相钰等编. 植物生理学. 北京 :人民教育出版社, 1979
8. 陈邦杰等. 中国苔藓植物属志（上、下册）. 北京 :科学出版社, 1963
9. 陈峰,姜悦. 微藻生物技术. 北京 :中国轻工业出版社,1999
10. 陈机主编. 植物发育解剖学(上、下册). 山东 :山东大学出版社,1996
11. 陈灵芝主编,中国的生物多样性——现状及其保护对策, 北京 :科学出版社, 1993
12. 陈汝民. 现代植物科学引论. 广东 :广东高等教育出版社,1995
13. 陈阅增主编. 普通生物学. 北京 :高等教育出版社,1997
14. 方如康. 我国的能源及其合理利用. 北京 :科学出版社, 1985
15. 方宗熙,江乃萼. 进化论. 北京 :高等教育出版社,1986
16. 福斯特 A S,小吉福德 G M 等著. 维管植物比较形态学. 李正理,张新英等译. 北京 :科学出版社,1987
17. 傅立国,金鉴明. 中国植物红皮书(第一册). 北京 :科学出版社,1992
18. Fracisco J Ayala, Jomes W Valentina. 现代综合进化论. 胡楷译. 北京 :高等教育出版社,1990
19. 高信曾. 植物学(形态解剖部分). 北京 :人民教育出版社,1978
20. 国家自然科学基金委员会. 植物科学. 北京 :科学出版社, 1993
21. 国家自然科学基金委员会生命科学部. 植物科学. 北京 :中国农业出版社, 1994
22. 顾德兴,张桂权. 普通生物学. 北京 :高等教育出版社,2000
23. 郝水. 有丝分裂与减数分裂. 北京 :高等教育出版社, 1986
24. 贺士元,尹祖棠,周云龙. 植物学(下册). 北京 :北京师范大学出版社, 1987
25. 胡鸿钧,李尧英等. 中国淡水藻类. 上海 :上海科学技术出版社,1980
26. 胡鸿钧. 螺旋藻生物学及生物技术原理. 北京 :科学出版社,2003

27. 胡人亮. 苔藓植物学. 北京 :高等教育出版社,1986
28. 胡适宜. 被子植物胚胎学. 北京 :人民教育出版社,1982
29. 黄有馨,刘志礼. 固氮蓝藻. 北京 :农业出版社,1984
30. 何仲佩 . 作物激素生理及化学控制 . 北京 :中国农业大学出版社,1997
31. 进化论选集编委会. 进化论选集. 北京 :科学出版社,1987
32. 李承森主编. 植物科学进展(第一卷). 北京 :高等教育出版社,1998
33. 李靖炎. 细胞在生命进化历史中的发生——真核细胞的起源. 北京 :科学出版社,1979
34. 李伟新等. 海藻学概论. 上海 :上海科学技术出版社,1982
35. 李星学,周志炎,郭双兴. 植物界的发展和演化. 北京 :科学出版社,1981
36. 李正理,张新英. 植物解剖学. 北京 :高等教育出版社,1983
37. 李淮主编. 生物进化论. 北京 :人民教育出版社,1882
38. 梁家骥, 汪劲武. 植物的类群. 北京 :人民教育出版社,1985
39. 林鹏. 植物群落学. 上海 :上海科学技术出版社, 1986
40. 林金安主编. 植物科学综论. 黑龙江 :东北林业大学出版社,1993
41. 刘良式等. 植物分子遗传学. 北京 :科学出版社,1997
42. 刘胜祥. 植物资源学. 第二版. 武汉 :武汉出版社,1994
43. 陆时万,徐祥生,沈敏健. 植物学(上册). 北京 :高等教育出版社,1992
44. 孟金陵等. 植物生殖遗传学. 北京 :科学出版社,1994
45. 墨叶尔 K N 著. 颈卵器植物分类学. 吴长春译. 北京 :高等教育出版社,1959
46. 马迪根 M T,马丁克 J M, 帕克 J. 微生物生物学. 北京 :科学出版社,2001
47. 潘瑞炽. 植物生理学. 第四版. 北京 :高等教育出版社,2001
48. 裘维蕃,余永平,魏江春等. 菌物学大全. 北京 :科学出版社,1998
49. 沈银柱 . 进化生物学 . 北京 :高等教育出版社,2002
50. 上海农业科学院食用菌研究所主编. 中国食用菌志. 北京 :中国林业出版社,1991
51. 史密斯 G M 等著. 隐花植物学(上册). 朱浩然,陆定安译. 北京 :科学出版社,1962
52. 史密斯 G M 等著. 隐花植物学(下册). 陈邦杰,李正理译. 北京 :科学出版社,1959
53. 斯特弗鲁等编. 国际植物命名法规. 赵士洞译. 北京 :科学出版社,1984
54. 孙儒泳、李博等. 普通生态学. 北京 :高等教育出版社,1993
55. 孙敬三,朱至清. 植物细胞的结构与功能. 北京 :科学出版社, 1988
56. 沈萍 . 微生物学 . 北京 :高等教育出版社,2000
57. [美] 托马斯 L 罗斯特,迈克尔 G 巴伯等著. 植物生物学. 周纪伦, 邵德明,徐七菊译. 北京 :高等教育出版社,1981
58. 汪 仁,薛绍白,柳惠图主编. 细胞生物学. 第二版. 北京 :北京师范大学出版社,1998

59. 汪劲武. 种子植物分类学. 北京:高等教育出版社,1985
60. 王关林,方宏筠. 植物基因工程. 北京:科学出版社,2002
61. 王宗训. 中国植物资源利用手册. 北京:科学出版社,1989
62. 王宗训. 新编拉英汉植物名称. 北京:航空工业出版社,1996
63. 王献溥,刘玉凯. 生物多样性的理论与实践. 北京:中国环境科学出版社,1994
64. 魏江春等. 中国药用地衣. 北京:科学出版社,1982
65. 吴国芳等. 植物学(第二版)(上册). 北京:高等教育出版社,1992
66. 吴兆洪,秦仁昌. 中国蕨类植物科属志. 北京:科学出版社,1991
67. 吴鹏程主编. 苔藓植物生物学. 北京:科学出版社,1998
68. 余叔文主编. 植物生理与分子生物学. 第二版. 北京:科学出版社,1998
69. 小川和朗,黑信一昌等. 植物细胞学. 薛德榕译. 北京:科学出版社,1983
70. 徐汝梅,叶万辉. 生物入侵. 北京:科学出版社,2003
71. 徐仁. 生物史(第二分册). 植物史. 北京:科学出版社,1980
72. 徐是雄,朱澂主编. 植物细胞骨架. 北京:科学出版社,1996
73. 许智宏,刘春明主编. 植物发育的分子机理. 北京:科学出版社,1998
74. 叶创兴,廖文波,戴水连,李莜菊. 植物学(系统分类部分). 广州:中山大学出版社,2000
75. 姚敦义主编. 植物形态发生学. 北京:高等教育出版社,1994
76. 尹祖棠. 种子植物实验及实习(修订版). 北京:北京师范大学出版社,1993
77. 周德庆. 微生物学教程. 北京:高等教育出版社,2004
78. 周与良,邢来君. 真菌学. 北京:高等教育出版社,1986
79. 周仪,王慧,张述祖. 植物学(上册). 北京:北京师范大学出版社,1987
80. 周仪主编. 植物形态解剖实验(修订版). 北京:北京师范大学出版社,1993
81. 周云龙编. 孢子植物实验及实习(修订版). 北京:北京师范大学出版社,1993
82. 张景钺,梁家骥. 植物系统学. 北京:人民教育出版社,1965
83. 张耀甲. 颈卵器植物学. 兰州:兰州大学出版社,1994
84. 张宗炳. 遗传与进化. 北京:人民教育出版社,1981
85. 赵微平. 植物基因组:构建、表达和调控. 北京:首都师范大学出版社,1996
86. 中国水环境保护局自然保护区与物种管理处. 珍稀濒危植物保护研究. 北京:中国环境科学出版社,1991
87. 中国植物学会主编. 中国植物学会 60 周年年会学术报告及论文摘要汇编. 北京:中国林业出版社,1993
88. 中国植物学会. 中国植物学史. 北京:科学出版社,1994
89. 中国科学院海洋研究所编辑. 中国经济海藻志. 北京:科学出版社,1962
90. 中国植物志编委会. 中国植物志. 北京:科学出版社,1995
91. 朱玉贤,李毅. 现代分子生物学. 北京:高等教育出版社,1997
92. 祝廷成,钟章成,李建东. 植物生态学. 北京:高等教育出版社,1988
93. Ravan P H,Evert R F,Eichh S E. Biology of plant. 5th Ed. New York:Worth Pub-

lishers, Inc., 1992

94. Alberts B et al. Molecular biology of the cell. 3th Ed. New York & London: Garland Publishing Inc., 1994
95. Bold H C, Mynne M J. Introduction to the algae. New Jersey: Prentice-Hall Inc., 1978
96. Bold H C, Alexopoulos C J, Delevoryas T. Morphology of plants and fungi. New York: Harper and Row Publishers, 1980
97. Campbell N A. Biology. 4th edition. California: The Benjamin/ Cummings Publishing Company, 1996
98. Cronquist A. An Intrgrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1981
99. Darnell J et al. Molecular cell biology. 3th Ed. New York: Scientific American Books, 1995
100. Dietrich V, Denffer G et al. Strasburger'textbook of botany. New york: Longman Inc., 1971
101. Howard J D. Modern plant biology. New York: Van Nostrand Reinhold Company, 1972
102. Jensen W A. Botany: an ecological approach. California: Wadworth Publishing Company, Belmont, 1972
103. Lambers H et al. Plant physiological ecology. New York: Springer-Verlag Inc., 1998
104. Lee R E. Phycology. Cambridge: Cambridge University Press, 1980
105. Leyser O, Day S. Mechanisms in plant development. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2003
106. Marily A A et al. Gametophytic self-incompatibility systems. The Plant Cell, 1993, 5: 1315 ~ 1321
107. Mascarenhas J P. Molecular mechanisms of pollen tube growth and differentiation. The Plant Cell, 1993, 5: 1303 ~ 1314
108. Mauseth James D. Botany: an introduction to plant biology. Chicago: Worth Publishers, Inc., 1991
109. Solomon P, Linda R B, Diana W M. Biology. 6th Ed. 2002
110. Monroe W Strickberger. Evolution. 3th Ed. Massachusetts: Jones and Bartlett Publishers, Inc., 2000
111. Ravan P H, Everand R F, Eichh S E. Biology of plant. Chicago: Worth Publishers, Inc., 1992
112. Smith G M. The fresh-water algae of the United States. 2nd Ed. New York: McGraw-Hill Book Co., 1950
113. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbi-

a University Press, 1997

114. Tseng C K. Common seaweeds of China. Beijing: Science Press, 1983

115. Walker R I. Cytological and embryogical studies in *Solanum*, Section Tuberarium Bull. Torrey Bot. Club, 1955, 82: 87 ~ 101

116. Weier T E et al. Botany: an introduction to plant biology. 6th edition. Sanfrancisco: John Wiley and Sons Inc., 1982

国内外植物科学主要期刊简介

中　　国

1. **中国生物学文摘**(CBA)(**月刊**) http ://www. slas. ac. cn/publication/cba. asp

中国科学院科学技术系列检索刊物。月刊收录我国科技人员在国内外期刊上发表的生物学论文、专著、会议录等文献,年报道有 9 000 **条,并有著者、主题期、年度索引,报道我国生物科学领域的研究成果与发展。**

2. **中国科学**(**月刊**) http ://www. scichina. com/GB. htm

该刊是由中国科学院主办的自然科学学术刊物。能反映我国最新科学研究成果,促进国内外学术交流。内容有数学、物理、天文学、化学、生物、农医、地学等。

3. **科学通报**(**半月刊**) http ://www. scichina. com/contents/2004/kz/04kzzy. stm

该刊为综合性科技情报刊物。主要以‘研究简报’和‘研究通报’等形式全面及时扼要地报道我国基础科学以及农林、医学和技术科学最新研究成果和阶段性的科研成果。

4. **植物学报**(Journal of Integrative Plant Biology (ACTA Botanica)) http ://www. chineseplantscience. com

该刊由中国植物学会和中国科学院植物研究所主办。是植物学综合性学术期刊,月刊。主要刊登植物学各学科高水平的英文原始研究论文、综述和快讯。

5. **植物分类学报**(**季刊**) http ://www. plantsystematics. com

该刊是植物分类学、植物地理学、植物系统学的学术刊物。主要刊登具有相当学术价值和创造性的研究成果的学术论文、简报、新分类类群、不同学派、不同观点的讨论、证明和国内外有关本学科的研究进展及综合评述。

6.**《植物生理与分子生物学学报》**(Journal of Plant Physiology and Molecular Biology),1964 **年创刊时名为《植物生理学报》**(Acta Phytophysiologica Sinica),2002 **年起改现刊名,双月刊。该刊是由中科院上海生命科学院植物生理生态研究所和中国植物生理学会共同主办的我国基础性学科的重要学术期刊。主要刊登植物生理学、植物分子生物学及其相邻学科的基础理论和应用研究的原始学术论文、新的实验应用技术和方法及以本人工作为主的综述。** http ://www. plant-physiology. com/pbmindex. htm

7. **植物生态学报** http ://www. plant-ecology. com

该刊是我国创刊最早的生态学专业性学术刊物。以发表植物生态学(包括植被生态、生态系统、数量生态、种群生态、生理生态、化学生态、景观生态、污染生态

及当前国际生态学研究热点)及其与本学科相关的创造性论文为主,并刊载有关植物生态学的调查研究报告,国内外重要书刊评介和学术动态等。

8. 植物学通报(双月刊) http://www.chinbullbotany.com/

该刊是中国植物学会创办的植物学中级综合性科技刊物。主要刊登植物学各分支学科及有关的农、林、牧、药、环保等方面的专论与综述;新技术、新方法;研究论文和简报;高等院校植物学教学研讨;信息动态;全国性植物学专题学术讨论会论文文摘等。即将更名为"植物科学"。

9. 遗传学报(双月刊) http://www.chinagene.org/ycxb/index.asp

中国科学院遗传所和中国遗传学会共同主办的全国性学术期刊。1974 年创刊,国内外公开发行,是中国百种自然科学核心期刊之一。主要内容涉及动物遗传学、植物遗传学、分子与微生物遗传学、人类遗传学、医学遗传学及细胞工程等方面。

10. 水生生物学报(季刊) http://ssswxb.wanfangdata.com.cn/default.html

该刊为淡水生物学综合性学术刊物,主要登载淡水生物各方面的新成果的论文报道,研究简报和综合述评,以及有关湖泊科学的综合性调查和研究等。

11. 植物病理学报(季刊) http://www.cspp.org.cn/publications/apps/actaC.htm

该刊为植物病理学方面的学术性刊物。主要登载植物病理学方面的科学研究论文、研究简报、专题评论以及鉴定测试方法等。

12. 作物学报(双月刊) http://www.chinamaize.com.cn/zwxb/

有关农作物科学的学术刊物,刊登国内外农作物育种,耕种栽培,作物生理、生化,作物生态,种质资源,谷物化学,贮藏加工,生物教学等与作物学科有关的带理论性的学术论文、专题研究报告、综述、研究简报以及学术活动简报。

13. 园艺学报(季刊) http://www.agri.ac.cn/agri_net/12/12-2/qkml/yyxb.htm

中国园艺学会主办的学术期刊,主要刊登有关果树、蔬菜、瓜类、观赏植物等应用基础研究方面的研究报告,研究简报以及文献评述、学术活动信息和经过两个省市级以上品种鉴定委员会审定、认定的新品种等。

14. 西北植物学报(季刊) http://dnyx.chinajournal.net.cn/

1980 年创刊,为国际植物分类学会和国际分类命名署制定发表植物新科名(包括真菌)的主要杂志。中国自然科学核心期刊,主要刊登植物细胞学、植物形态解剖学、植物生殖生物学、植物生理学、植物化学与资源、植物分类地理学、植物形态学与地植物学、古植物学与孢粉学、系统与进化植物学以及生物技术等方面的原始研究论文和简报。

15. 中国农业科学(双月刊) http://znyk.chinajournal.net.cn/

该刊是综合性农牧业科学学术刊物。反映我国的农牧业科学研究情况,促进国内外学术交流;报道我国农牧业科学在基础理论和应用技术研究方面的学术论文,重要研究成果的专题报告;各学科研究的新进展和综述等

16. 菌物系统(原真菌学报)(季刊) http://www.im.ac.cn/journals/jwxt/index.htm

该刊是真菌学(包括地衣和黏菌)及其分支学科的综合性学术刊物。主要报

道我国真菌学的科技成果和具有一定学术水平的论文；以及阶段性的研究成果简报；新技术、新进展；综述和书评等。

17. 极地研究(季刊)(原为《南极研究》) http://jdyj.periodicals.net.cn/default.html

集中反映我国南极多学科综合性考察成果的学报类刊物，1988 年创刊，中英文版，栏目有学术论文、研究论文、研究综述、研究简报、会议报道、学术讨论、新书简介等。内容包括有关南极洲(包括北极地区)的天、地、生、医多学科的理论探索、科学发现、学术评论、探测及实验技术与方法、冰川工程与建设以及南极多种现象变化对全球的影响等。

18. CHENIA(隐花植物生物学)每年 1 卷册[中英文]

由中国植物学会主办，于 1993 年创刊。主要刊登苔藓植物以及藻类、菌类、蕨类等各类孢子植物研究文章，包括形态学、解剖学、分类学、细胞学、生理学、生殖生理学、孢粉学、植物化学、系统进化和新技术、新方法等各方面的内容，中文和英文均可。

19. 植物生理学通讯(双月刊) http://www.plant-physiology.com/ppc/homepage.htm

该刊是植物生理学中级学术性综合刊物，主要刊登植物生理学的研究简报，综述，学术研究动态，实验技术和方法，教学问题讨论和经验交流，专刊介绍和评论，讲座，学会活动报道等。

20. 植物保护学报(季刊) http://zwbhxb.periodicals.com.cn/default.html

该学报是学术性刊物。主要登载植物保护方面的科研论文、专题研究简报、国内外植物保护科学研究进展综述、学术讨论、学术动态等。

21. 应用与环境生物学报(双月刊) http://yyyhjswxb.periodicals.com.cn/default.html

有关应用生物学和环境生物学基础研究、应用基础研究和应用研究的全国性学术期刊，主要发表生物学及其分支学科在资源、能源、环境、农林、医药、轻化工、食品等领域的原始研究论文和简报；有关生物学新技术方法研究论文；特约的综述或述评。

22. 应用生态学报(双月刊) http://yysb.chinajournal.net.cn/

国家科委批准的国内外公开发行的综合性学术刊物。由中国生态学会、中国科学院沈阳应用生态所主办，主要登载有关应用生态学(主要包括森林生态系统、农业生态学、草地牧业生态学、渔业生态学、自然资源生态学、景观生态学、全球生态学、城市生态学、污染生态学、生态工程学等)的综合性论文、创造性研究报告和研究简报。

23. 武汉植物学研究(季刊) http://159.226.162.24/kp/yyzy/cscd/swu/cscd/wuhan/index.htm

该刊为国内外公开发行的植物学综合性学术刊物。发表和登载我国植物学界具有一定学术水平的论文报告，科学研究的最新成果，以及国际上植物学新理论、

新技术、新成就和发展动态。http ://whzwxvi. wanfangdata. com. cn/default. html

24. 植物研究(季刊) http ://whzwxyj. periodicals. net. cn/default. html

刊载内容与各植物学报或植物学研究类似(略)。

25. 云南植物研究(季刊) http ://www. kib. ac. cn/editor/

该刊为综合性学术刊物。主要报道植物分类学、植物医学、植物化学、植物生理学、植物形态及植物引种驯化等研究论文、简报、有关植物资源开发利用,植物学研究中的新方法、新技术和现代植物学知识及国内外植物研究动态及有关评述。

26. 广西植物(季刊) http ://gxzw. wanfangdata. com. cn/default. html

由广西植物所和广西植物学会合办的植物学综合性学术刊物。主要发表植物分类学、植物形态学、植物生态学、植物生理学、植物化学、植物引种驯化等植物学的分支学科的试验研究论文及简报,也刊载有关广西和其他省区的植物资源开发、利用、保护以及花卉、观赏、绿化植物研究等方面的文章。

27. 植物杂志(双月刊) http ://www. chinese-plants. com/

该刊为中国植物学会创办的科普性读物。主要刊登植物学基础知识,植物资源的开发与应用,植物栽培技术与方法,园林花卉,史话,古树档案,以及国内外植物学简介等。

28. 生物学通报(月刊) http ://swxt. chinajournal. net. cn/

由中国动物学会和中国植物学会主办的生物学中级综合性学术刊物。主要刊登介绍与生物学有关学科的基础知识、基础理论、国内外生物科学进展及新成就、新技术 ;生物课教学、实验、课外科技活动等。

29. Cathaya (不定期)

外文期刊,主要介绍系统与演化、孢粉学及传粉生物学的研究工作。

美　　国

1. American Fern Journal (季刊) http ://lib. nd. edu/eresources/gateway/ejour/resources/american_fern_journal. html.

美国蕨类植物学家协会主办,登载有关蕨类植物的研究工作。

2. American Journal of Botany (月刊) http ://www. amjbot. org

美国植物学会主办,内容包括植物生态学、植物地理学、生理、生化、细胞生物学、生殖生物学、结构和发育。

3. America Scientist (Amer. Sci.) http ://www. americanscientist. org/articles/02articles/Ascher. html.

美国科学家荣誉学会主办,每年有四位权威科学家写的文章和书评。

4. America Naturalist

美国自然科学家学会主办,内容包括分类、形态解剖方面的书评和新书介绍。

5. Annals of Missouri Botanical Gardon (季刊)

主要是关于分类的内容,也刊载一些古植物和解剖方面的文章。

6. Annual Review of Plant Physiology http ://plant. annualreviews. org/

有关植物生理学方面的内容,侧重于边缘科学的探讨。

7. Biological Abstracts (BA) http ://www. slas. ac. cn/db_search/ba. htm

登载世界各国有英文摘要的所有文章摘要。

8. BioScience

美国生物科学联合会主办,报告所有生物学各分支学科的活动情况,通过该杂志可了解当今生物学科的发展水平。

9. Botanical Review (**月刊**) http ://www. nybg. org/bsci/spub/botr/frontpge. html.

每期都有综合评述。

10. Bulletin of the Torrey Botanical Club (Bull. Torrey Bot. Clue) http ://www. jstor. org/journals/00409618. html

每期都有近期全美植物学的文章。

11. Economic Botany (**季刊**) http ://www. econbot. org

经济植物学会主办,内容主要是栽培引种,寻找全世界的植物资源,了解全世界的原始经济植物。

12. Journal of the Arnold Arboretum (**季刊**)

13. Journal Ultrastructure Reserch

主要是动物学方面的文章,有少量的植物学文章。

14. International Journal of Plant Science (**原名** Botanical Gazette) http ://www. journals. uchicago. edu/IJPS/journal/index. html

有关植物生殖生物学、发育分子生物学和遗传学、生理和生理生态、系统及古植物方面的工作。

15. National Geographic http ://www. nationalgeographic. com/.

美国国家地理学会主办,全世界著名杂志。

16. Plant Cell (**月刊**) http ://www. plantcell. org

有关植物细胞学、发育分子生物学和生殖生物学方面的工作。

17. Plant Physiology (**月刊**) http ://www. plantphysiol. org/

关于生物化学和大分子结构、环境和逆境生理、生长和发育、分子遗传学、细胞生物学和信号传导等方面的工作。

18. Sexual Plant Reproduction (**月刊**) http ://www. springerlink. com/app/home/journal. asp ? wasp = hludm7e6h52qrw9d57d3&referrer = parent&backto = linkingpublicationresults,id :100456,1

关于植物有性过程的研究,包括有性分化、减数分裂和雌、雄配子体发育过程及受精的生化研究,无融合生殖、自交不亲和的分子机理的研究,以及配子识别和花粉的研究。

19. Science (**半月刊**) http ://www. sciencemag. org

自然科学的综合性刊物,与其国家科技状况的发展有关,有一些大学科的综述。与植物有关的是致编辑信这一栏目,通常一页左右,虽然比例小,但周转频率

快,反映了当今科技发展的新状况。

20. Biotechnic & Histochemistryin 原名 Stain Technology (月刊)

介绍制片、荧光、薄切片等的技术,可以了解到现代制片技术的发展水平。

http ://www. louisville. edu/journal/biotech-histochem/inside. html

英　国

1. Annals of Botany (Ann. Bot.) (季刊) http ://aob. oupjournals. org/

最早的植物学杂志之一,经典的工作较多。

2. Linnean Society,Botanical Journal　http ://www. blackwell-science. com/boj/a.

有关分类、解剖、系统、细胞、电镜、形态发生、古植物、孢粉学及生理生化方面的内容。

3. Current Advances in Plant Science (月刊) http ://www 1. universia. net/Catalogo-XXI/C10046PPVEII1/E144820/.

登载世界各国有关植物学方面研究的文章摘要。http ://www. elsevier. nl/inca/publications/store/3/8/1/381. pub. htt.

4. Journal of Experimental Botany　http ://jexbot. oupjournals. org/

有关细胞、生化和分子生物学,生理、生长和发育的调节,植物与环境,以及基因研究方面的内容。

5. Nature　http ://www. nature. com/

世界著名的科学杂志。

6. Plant, Cell & Enviroment (月刊) http ://www. blackwell-science. com/products/journals/pce. htm

植物生理方面的内容,有关气孔开关的机制、植物吸收等。

德　国

1. Plant Cell Reports　http ://link. springer. de/link/service/journals/00299/index. htm

内容涉及细胞培养、生化、遗传、细胞、生理、植物病理和核酸研究。

2. Planta　http ://link. springer. de/link/service/journals/00425/index. htm

内容包括分子和细胞生物学、超微结构、生物化学、代谢、生长发育和形态发生、生态和环境生理学、生物技术以及植物与微生物的相互作用。

3. Tree

木本植物的生理、生化、解剖结构、生态及相关的病理和技术问题。

法　国

Annales des Sciences Naturelles－Botanique et Biologie

国际性杂志，法国经典植物学的许多重要文章在此杂志上发表。

荷　兰

1. Photosynthesis research **（月刊）** http ：//www. kluweronline. com/issn/0166-8595/contents.

国际性杂志。

2. Plant Ecology **（原名** Vegetatio**）** http ：//www. kluweronline. com/issn/1385-0237/contents.

国际性杂志，内容涉及植物的种群、生理、群落、生态系统、景观生态和理论生态等方面。

日　本

1. Journal of Plant Research**（原名** Botanic Magazine**）（季刊）** http ：//wwwsoc. nii. ac. jp/bsj2/jpr/jpr. htm.

日本植物学会发行的机关报，有关植物生理、细胞、遗传、结构和生殖方面的工作。

2. Plant Biotechnology**（植物组织培养）季刊**

http ：//www. kazusa. or. jp/ja/plant/jspcmb/PlantBiotech/PlantBiotech. html

有关植物细胞和分子生物学方面的内容。

加　拿　大

Canadian Journal of Botany **（月刊）** http ：//pubs. nrc-cnrc. gc. ca/cgi-bin/rp/rp2_desc_e ? cjb

内容涉及植物生理、生化、结构、发育、系统、植物地理、生态以及藻类学和植物病理学方面。

澳 大 利 亚

Australia Journal of Botany **月刊**　http ：//publish. csiro. au/journals/ajb/

关于结构和发育、生殖生物学和遗传、生态和保护、藻类和病理、古植物、森林生物学、细胞生物学和组织培养方面的内容。

以 色 列

Israel Journal of Plant Sciences http ://www. sciencefromisrael. com/

有关植物细胞、生理、形态结构、生态等方面的内容。

印 度

Phytomorphology **季刊**

登载有关经典植物学方面的工作。